Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 281	6 pp., 3 figs.	Stuttgart, 27. 6. 2000

Pathological aetosaur armor from the Upper Triassic of Germany

By Spencer G. Lucas, Albuquerque

With 3 Figures

Summary

Three dorsal paramedian scutes of the aetosaur *Paratypothorax andressorum* from the Upper Triassic Lower Stubensandstein of Stuttgart, SW-Germany, are fused together dorsally by a massive bony overgrowth. This overgrowth is most likely an osteoblastic reaction to an infection of the bone after an injury. This is the first documented pathology in an aetosaur and a rare example of a paleopathology in an osteoderm.

Zusammenfassung

Drei dorsale paramediane Panzerplatten des Aëtosauriers *Paratypothorax andressorum* sind auf ihrer Oberseite miteinander verwachsen und von einer massiven Knochenwucherung überzogen. Sie stammen aus dem Unteren Stubensandstein der Obertrias von Stuttgart in SW-Deutschland. Diese Knochenwucherung ist höchstwahrscheinlich auf eine osteoblastische Reaktion nach einer Knocheninfektion infolge einer Verletzung zurückzuführen. Zum ersten Mal wird bei einem Aëtosaurier ein solcher pathologischer Befund festgestellt. Außerdem ist er ein seltenes Beispiel für eine paläopathologische Veränderung des Dermalknochenpanzers.

Contents

1. Introduction 1
2. Provenance 2
3. Description 2
4. Discussion 5
5. Acknowledgements 6
6. References 6

1. Introduction

The Aetosauria are an extinct suborder of quadrupedal, primarily herbivorous, heavily armored archosaurs. Their fossils are known from Upper Triassic strata in

SHOUT
SHARE
IT

North and South America, Greenland, Scotland, Germany, Italy, Africa, and India (HECKERT & LUCAS 2000). One of the most distinctive features of aetosaurs is their armored carapace, which extends from the back of the skull to the tip of the tail. This carapace consists of multiple columns of articulated dermal osteoderms (scutes), with each row of scutes approximately corresponding to a vertebra. Two columns of paramedian scutes parallel the vertebral column and are usually bordered by corresponding lateral scutes. All dorsal and lateral scutes are articulated, with the posterior margin of each scute overlapping the anterior margin of the scute behind it. The ventral carapace is less well-known but typically consists of 8–12 columns of ventral scutes.

Variation in the paramedian and lateral scutes that comprise the dorsal carapace of aetosaurs provides the basis for much of their genus- and species-level taxonomy (e.g., LONG & BALLEW 1985; WILD 1989; LONG & MURRY 1995; HECKERT et al. 1996; HECKERT & LUCAS 2000). However, other potential sources of variation in the scute morphology of aetosaurs – intraspecific, ontogenetic and pathological – are little understood. Here, I present the first documentation of pathology in aetosaur scutes. This also represents a relatively unique and old record of an apparent osteoblastic reaction due to injury and infection in the dermal armor of a fossil tetrapod.

2. Provenance

The pathological aetosaur fossil is in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, catalogued as SMNS 12958. It is from the Lower Stubensandstein at Stuttgart-Gablenberg (field area Abelsberg) in Baden-Württemberg. This fossil was collected by Mr. EPPLE in 1911. The Lower Stubensandstein is of early Norian (Revueltian) age (e.g., LUCAS 1998). The original handwritten label by E. FRAAS indicates he recognized the pathological nature of the specimen, and a handwritten label by A. HUNT in 1997 identified it as *Paratypothorax*.

3. Description

SMNS 12958 is three dorsal paramedian plates from the left side fused into a single mass (Figs. 1–3). Antero-posterior length of the mass is 248 mm. The first (anteriormost) scute is 146 mm wide and 71 mm long, the second is 141 x 76 mm, and the third is 139 x 104 mm.

Medially, the rectangular sutural edge of each scute is discernable (Figs. 1C, 2A-B). On the anterior half of each scute, just lateral to the midline, there is a blunt, rounded, knob-like projection (spike: Figs. 1A-C, 2A-B, 3C). The base of each spike is surrounded by somewhat anastomosing furrows and ridges. This pattern, the relatively wide scutes and the presence of an anterior gliding surface (most visible on scute 1: Fig. 3C), indicate that the specimen belongs to *Paratypothorax andressorum* (compare SMNS 4386, a non-pathological scute of similar size from the right side: Figs. 1D, 2C, 3D). The scutes of SMNS 12958 are flexed so that they are concave ventrally (Figs. 2A, 3B-C). The greatest flexure is medially, as in a normal scute, but on this pathological specimen the flexure is much greater than on a normal scute (Fig. 3C-D).

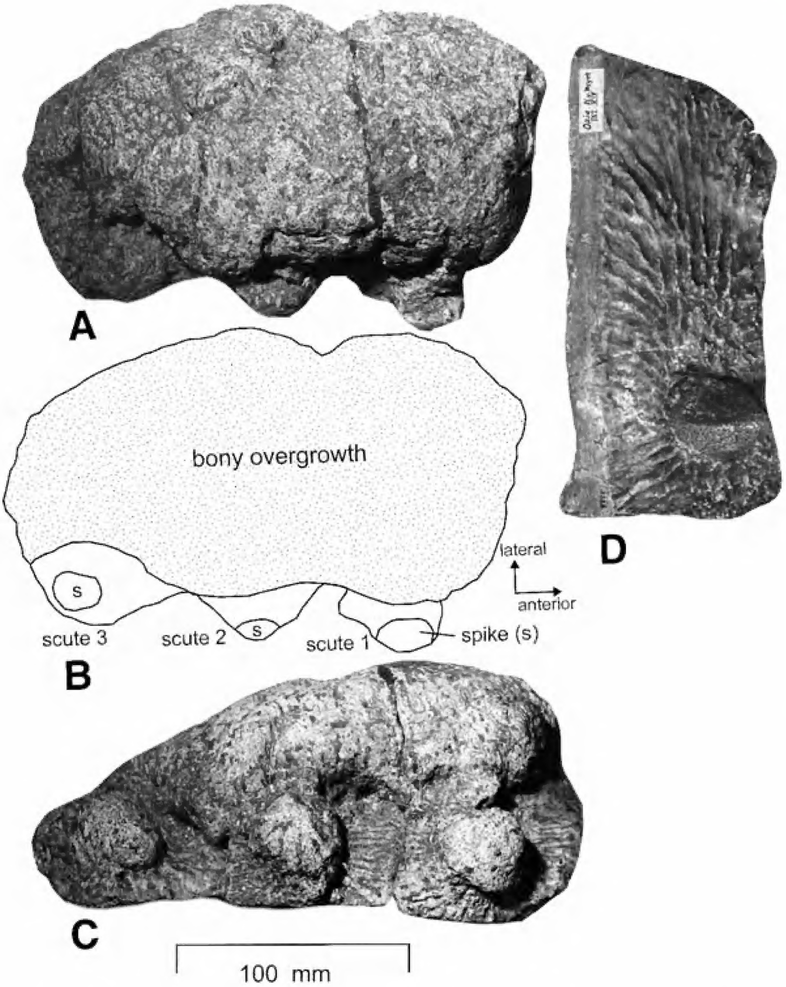


Fig. 1. Pathological and non-pathological dorsal paramedian scutes of *Paratypothorax andressorum* from the Upper Triassic of Germany. A-C, SMNS 12958, three fused, pathologic left paramedian scutes in dorsal (A-B) and medial (C) views. D, SMNS 4386, non-pathological right dorsal paramedian scute in dorsal view.

Lateral to their spikes, the three scutes are covered dorsally by a thick bony overgrowth (Fig. 2A-B). The maximum thickness of this overgrowth is 61 mm, whereas the thickness of a normal scute (SMNS 4386) is about 11 mm. The overgrowth has fused the three scutes together and is solid bone with a roughened and irregular surface texture; it is most massive over the anteriormost scute and less so over the two succeeding scutes. The scute edges are complete, except for an abraded chip missing posteriorly, so the overgrowth only covered the three scutes. Laterally, between the first two scutes, there is a groove in the latero-dorsal face of the overgrowth, followed by thinner but wider area of overgrowth (Figs. 1A-B, 3A). It could be argued that part or all of the lateral scutes are incorporated into the overgrowth, but there is no lateral scute morphology visible, and the overall width is somewhat less than that

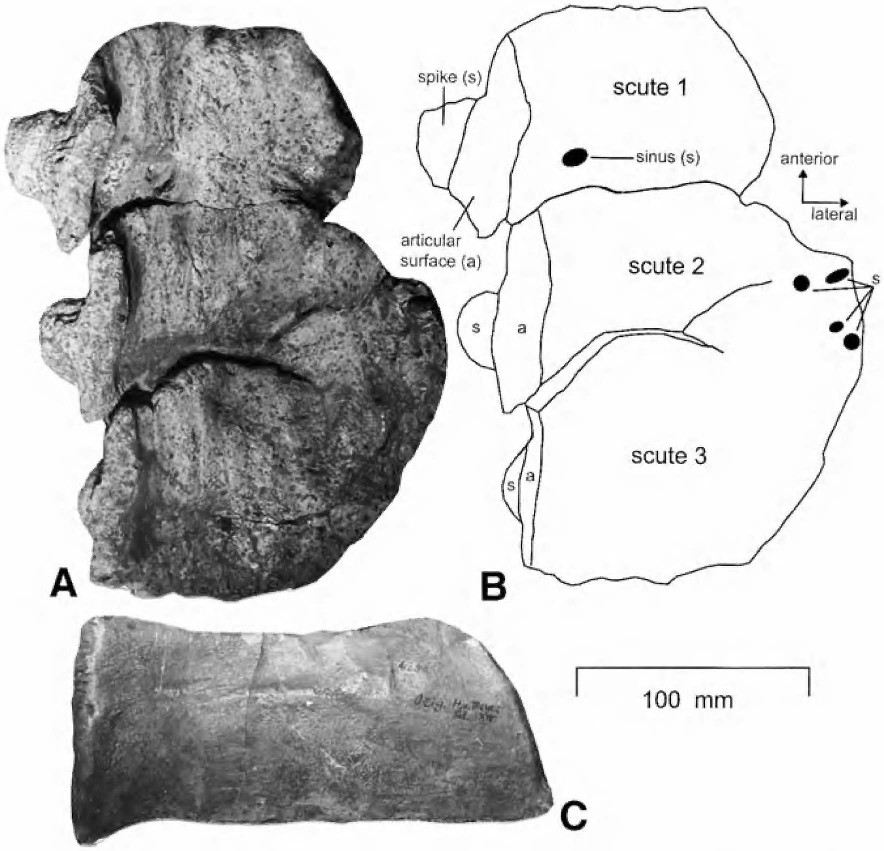


Fig. 2. Pathological and non-pathological dorsal paramedian scutes of *Paratypothorax andressorum* from the Upper Triassic of Germany. A-B, SMNS 12958, three fused, pathologic left paramedian scutes in ventral view. C, SMNS 4386, non-pathological right dorsal paramedian scute in ventral view.

of a non-pathological paramedian (Fig. 1A, D). So, the only way to envision lateral scutes incorporated into the overgrowth is to argue that their morphology has been totally obliterated, which seems unlikely.

Ventrally, the bone surface of the scutes is nearly smooth, with some minor thickening and ridging. The anterior two scutes are fused – a crack marks their line of fusion – except for about 40 mm medially. The second and third scutes are only fused laterally for about 60 mm, though dorsally the overgrowth has fused over this separation. Thus, there is a long, convex-anterior edge 85 mm long, which is the leading edge of the third scute. A relatively large foramen (sinus) perforates the ventral side of scute 1, and scute 3 has four similar, somewhat smaller foramina that perforate it ventrally (Fig. 2A-B). There are many other much smaller pits and depressions in the overgrowth, but none that perforate it.

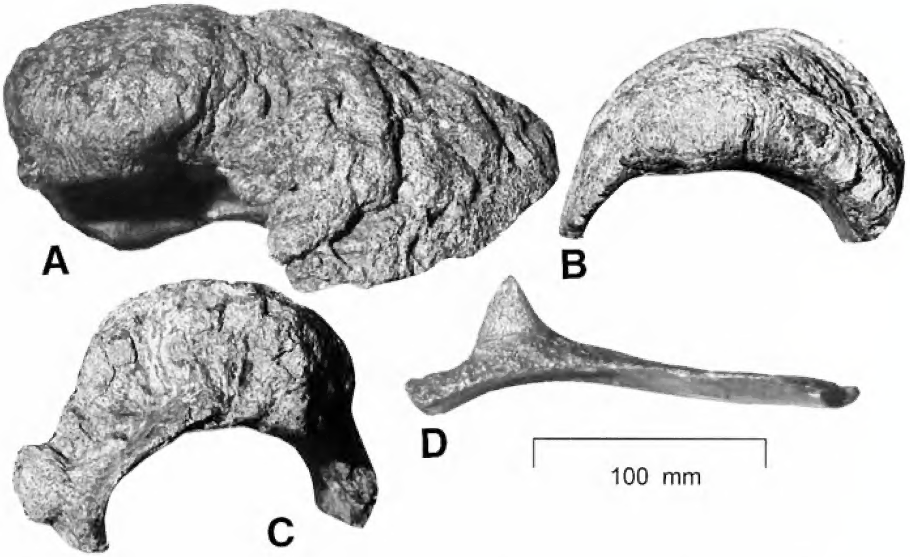


Fig. 3. Pathological and non-pathological dorsal paramedian scutes of *Paratypothorax andressorum* from the Upper Triassic of Germany. A-C, SMNS 12958, three fused, pathologic left paramedian scutes in lateral (A), posterior (B) and anterior (C) views. D, SMNS 4386, non-pathological right dorsal paramedian scute in posterior view.

4. Discussion

Comparison of SMNS 12958 to normal scutes of the aetosaur *Paratypothorax andressorum* indicates that it displays abnormal bone growth that can be termed an osteoblastic reaction (B. Rothschild, personal commun., 1999). This reaction is expressed as a large, bony overgrowth that fuses the three scutes dorsally. The ventral aspects of the scutes are less affected, and there is no obvious evidence of an injury.

As the cause of such an overgrowth, periosteal detachment from the dorsal aspect of the scutes seems unlikely, because exostoses thought to be caused by such detachments are normally very small and localized (e.g., MADSEN 1976, fig. 20; Rothschild 1997, figs. 31.2–31.3). A cancerous tumor also seems unlikely, as the texture and size of the bony overgrowth bears no close resemblance to documented bony tumors (MOODIE 1923; STEINBOCK 1976; ROTHSCHILD & TANKE 1991; ROTHSCHILD & MARTIN 1993). Most likely, bone infection secondarily related to trauma is the cause of the osteoblastic reaction preserved in SMNS 12958.

Strong evidence of infection is the „filigree“ texture of parts of the overgrowth and the draining sinuses it contains (B. ROTHSCHILD, personal commun., 1999). An injury to the bone, possibly a bite inflicted by another animal, probably provided the basis for subsequent infection. Indeed, radiographic study of SMNS 12958 might reveal evidence of the injury in the form of an imbedded, broken tooth or fracture of a scute.

The literature on vertebrate paleopathology (e.g., MOODIE 1923; ROTHSCHILD & MARTIN 1993; ROTHSCHILD & TANKE 1991; STEINBOCK 1976) is devoid of a pathology similar to that preserved in SMNS 12958. Indeed, osteoblastic reaction in a dermal scute appears not to have been previously documented in a fossil vertebrate (B. Rothschild, personal commun., 1999). Furthermore, SMNS 12958 is the first documented evidence of a pathology in aetosaurs. Nevertheless, though readily recognized as pathological, the scutes of SMNS 12958 still preserve enough of their basic morphology to be identified with certainty as *Paratypothorax andressorum*.

5. Acknowledgements

The DAAD supported this research. Rupert Wild made it possible to study this specimen in the SMNS collection. Bruce Rothschild generously lent his expertise to diagnosis of the pathology. A. B. Heckert and R. Wild read an earlier version of the manuscript.

6. References

Heckert, A. B. & Lucas, S. G. (2000): Taxonomy, phylogeny, biostratigraphy, biochronology, paleobiogeography, and evolution of the Late Triassic Aetosauria (Archosauria: Crurotarsi). – *In*: Bachmann, G.H. & Lerche, I. (eds.): Epicontinental Triassic, **3**. – Zbl. Geol. Paläont, Teil 1, **1998**/11–12: 1539–1587; Stuttgart.

Heckert, A. B., Hunt, A. P. & Lucas, S. G. (1996) Redescription of *Redondasuchus reseri*, a late Triassic aetosaur (Reptilia: Archosauria) from New Mexico (U.S.A) and the biochronology and phylogeny of aetosaurs. – Geobios, **29**: 619–632; Montpellier.

Long, R. A. & Ballew, K. L. (1985): Aetosaur dermal armor from the late Triassic of southwestern North America, with special reference to material from the Chinle Formation of Petrified Forest National Park. – Mus. Northern Ariz. Bull., **47**: 45–68; Flagstaff.

Long, R. A. & Murry, P. A. (1995) Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. – New Mexico Mus. natur. Hist. Sci. Bull., **4**: 1–254; Albuquerque.

Lucas, S. G. (1998): Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **143**: 347–384; Amsterdam.

Madsen, J. H., Jr. (1976): *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. – Utah Geol. Min. Surv. Bull., **109**: 1–163; Salt Lake City.

Moodie, R. L. (1923): Paleopathology. 567 pp. Urbana (University of Illinois Press).

Rothschild, B. M. (1997): Dinosaurian paleopathology. – *In*: Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K. (eds.): The Complete Dinosaur: 426–448; Bloomington/Indiana (Indiana University Press).

Rothschild, B. M. & Martin, L. (1993): Paleopathology. 192 pp. Montclair New Jersey (Telford Press).

Rothschild, B. M. & Tanke, D. (1991) Paleopathology of Vertebrates: Insights to lifestyle and health in the geological record. – Geoscience Canada, **19**: 73–82; St. John's/Newfoundland.

Steinbock, R. T. (1976) Paleopathological diagnosis and interpretation. 423 pp. Springfield, Illinois (Charles C. Thomas).

Wild, R. (1989) *Aëtosaurus* (Reptilia:Thecodontia) from the Upper Triassic (Norian) of Cene near Bergamo, Italy, with a revision of the genus. – Rivista Mus. Civico Sci. naturali, **14**: 1–24; Bergamo.

Address of the author:

Dr. Spencer G. Lucas, New Mexico Museum of Natural History and Science, 1801 Mountain Road N.W., Albuquerque, New Mexico 87104, USA.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 282	17 S., 10 Abb.	Stuttgart, 27. 6. 2000

Ein Koniferenrest aus dem Posidonienschiefer des Unteren Jura (Schwarzer Jura ε, Unter-Toarcium) von Süddeutschland

A conifer fragment from the Posidonia Shale of the Lower Jurassic (Schwarzer Jura ε, Lower Toarcian) of South Germany

Von Thomas Keller, Wiesbaden, und Volker Wilde, Frankfurt am Main

Mit 10 Abbildungen

Summary

A twig fragment of the conifer „*Cupressites*“ *liasinus* Kurr 1845 from the so-called „Posidonia-shale“ (Schwarzer Jura ε, Lower Toarcian) of Holzmaden near Stuttgart is described. It is preserved as jet („gagat“). A thin crust of concretionary limestone encloses part of the flattened twig. The formation of jet and limestone can clearly be assigned to very early diagenetic processes.

Zusammenfassung

Der hier näher beschriebene Rest eines Zweiges der Konifere „*Cupressites*“ *liasinus* Kurr 1845 aus dem „Posidonienschiefer“ (Schwarzer Jura ε, Unter-Toarcium) von Holzmaden liegt in Gagat-Erhaltung vor. Eine dünne Kruste konkretionären Kalkes umschließt dabei einen Abschnitt des abgeflachten Zweigbruchstückes. Gagatisierung und Kalkbildung lassen sich hier eindeutig als sehr frühdiagenetische Prozesse auffassen.

1. Einleitung

Sieht man von den verhältnismäßig häufigen Holzresten ab, die meist „gagatisiert“ und nicht mehr bestimmbar sind (nur gelegentlich sind sie zumindest teilweise permineralisiert und dann noch bestimmbar), kommen Pflanzenreste im Posidonienschiefer des Schwarzen Jura ε verhältnismäßig selten vor. Auch ist die Zahl der bisher bekannt gewordenen Arten verhältnismäßig gering (Wilde, in Vorbereitung). Aus diesem Grund ist jeder einzelne bestimmbare Fund von Interesse.

Dank

Frau Dr. G. Radtke sowie Herr Prof. Dr. A. Hoppe (Hessisches Landesamt für Bodenforschung) vermittelten die Anfertigung von Gesteinsdünnschliffen. Herr Dr. M. Urlichs (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) stellte Vergleichsmaterial zur Verfügung. Frau K. Schmidt (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main) führte die phototechnischen Arbeiten durch. Allen sei herzlich gedankt.

2. Herkunft des Pflanzenrestes

Der hier beschriebene Pflanzenrest, bei dem es sich eindeutig um das Zweigbruchstück einer Konifere handelt, wurde vom Erstautor am 24. August 1991 im Steinbruch von Gotthilf Fischer an der Straße von Holzmaden nach Zell (unter Aichelberg), Blatt 7323 Weilheim/Teck (Baden-Württemberg), auf einer Halde gefunden. Er wird im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart unter der Sammlungsnummer SMNS P.1723 aufbewahrt.

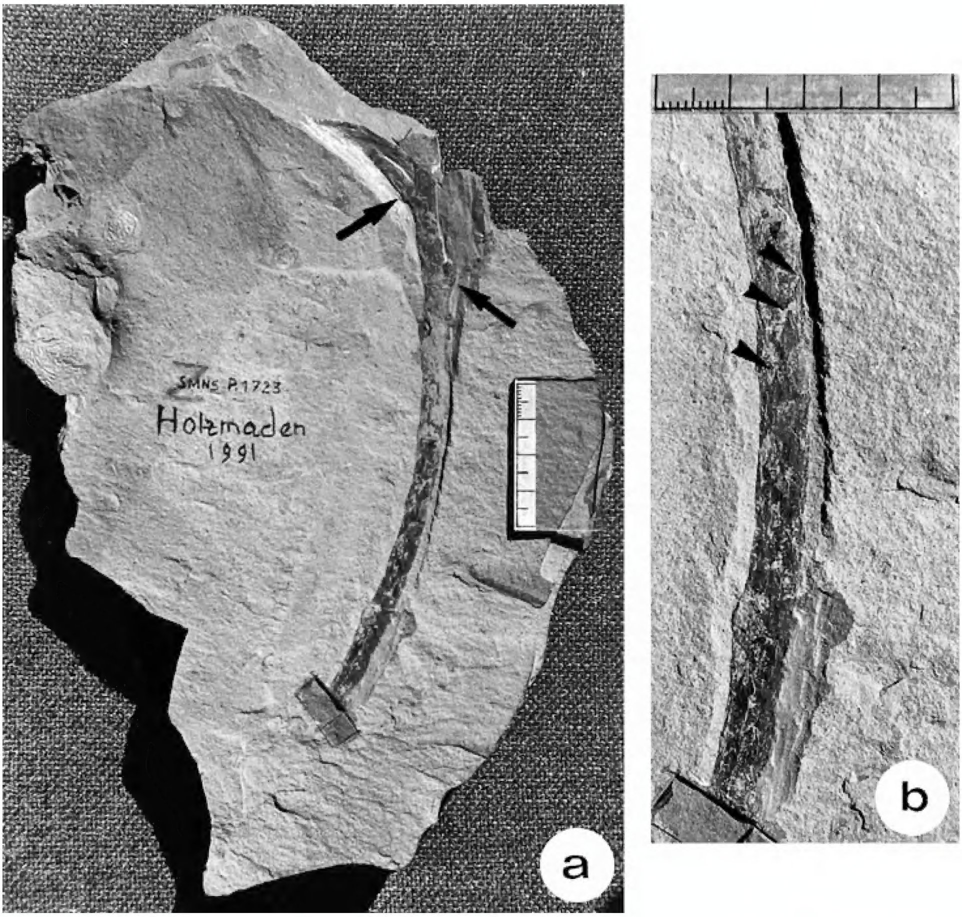


Abb. 1. Fundplatte mit einem Zweigbruchstück von „*Cupressites*“ *liasinus*. Maßstab 4 cm.
a: Übersicht. Pfeile markieren die Abgänge von Seitenzweigen.
b: Ausschnitt. Pfeile markieren die Spitzen von drei in spiraliger Stellung aufeinander folgenden Schuppenblättern.

Der bituminöse Tonmergelstein der Fundplatte (Abb. 1a) weist eine schlechte Spaltbarkeit auf. Die verwitterten Bruch- und Schichtflächen lassen eine dunklere, sehr feine Sprenkelung durch organischen Detritus hervortreten. Die Fundplatte zeigt als weitere Fossilien vereinzelte Exemplare von *Pseudomytiloides dubius* (= „*Inoceramus dubius*"). Sie sind halbkörperlich erhalten und zeigen eine charakteristische braune Periostracum-Erhaltung im hellblaugrau verwitternden Gestein. Als seltene Erscheinung können auf den Schalenresten der Muscheln rundlichfleckige, manchmal auch etwas ausgedehntere Überzüge von Pyrit entwickelt sein. An größeren Fossilresten sind noch kleine, in braunem Kalzit erhaltene Aptychen mit einer Länge bis etwa 1 cm vorhanden. Gröberer organischer Detritus, zum Beispiel von zerfallenen Fischen, ist selten.

Petrographie und Fossilinhalt lassen für die Fundplatte mit Vorbehalt eine Einstufung in den höheren Abschnitt des Mittelepsilon-Profils des Posidonienschiefers zu (Mittelepsilon, ?II 8 bis II 10).

3. Der Pflanzenrest

3.1. Beschreibung

Bei dem vorliegenden Koniferenrest handelt es sich um ein 17 cm langes und 0,6 (distal) bis 0,7 cm (proximal) breites, in einem leichten Bogen gekrümmtes Zweigbruchstück, dessen Enden einen geraden Abstand von 16 cm haben (Abb. 1a). Das

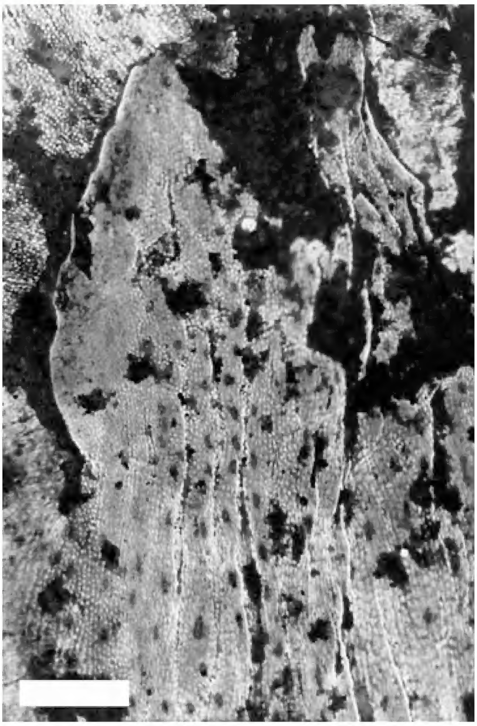


Abb. 2. Zungenförmiges Blatt mit längs verlaufenden Falten. Auflicht-Fluoreszenz. Maßstab 500 µm.

Fossil wird an beiden Seiten von Bruchkanten der betreffenden Gesteinsplatte begrenzt. Ungefähr 1 cm vor dem distalen Ende setzt ein Seitenzweig an, der sich über eine Länge von 1,8 cm verfolgen läßt und dann stumpf endet. Etwa 2,5 cm darunter ist auf der entgegengesetzten Seite die Ansatzstelle eines weiteren Seitenzweiges zu erkennen, dessen Fortsetzung jedoch nicht erhalten ist.

Die spiralig ansitzenden Schuppenblätter (Abb. 1b) setzen sich in geringem, aber deutlichem Relief von der Gagatmasse der Hauptachse ab. Sie stehen weitgehend isoliert, das heißt, sie überlappen sich nicht, und gehen nahtlos aus dem unterliegenden Zweig hervor (Abb. 2 bis 4). In einem langen basalen Abschnitt sind sie zunächst mit ihm verwachsen. Erst in ihrem distalen, zungenförmigen Abschnitt sind sie dann zwar frei (Abb. 5), liegen aber dennoch dem Zweig dicht an (Abb. 2). In einem Falle ist eine lang ausgezogene, stumpf endende Spitze erhalten (Abb. 3), sonst ist die Spitze der einzelnen Blätter abgebrochen. Die größte Breite der Blätter wird regelmäßig kurz unterhalb oder etwa an der Basis ihres freien Abschnittes erreicht (Abb. 2 und 3). Schon bei mittlerer Vergrößerung wird unter der Binokular-Lupe die papillöse Oberfläche der Blätter mit den Spaltöffnungsstreifen erkennbar.

Die Kutikularstrukturen des Zweigbruchstückes sind in der Auflicht-Fluoreszenz gut erkennbar, so daß bei dem Einzelfund auf die Entnahme von kohliger Substanz für die Anfertigung von Kutikularpräparaten verzichtet wurde. Allerdings ist auf diese Weise nur die Oberseite der Blätter einer Untersuchung zugänglich (Abb. 2 bis 4). Sie zeigt in den meisten Fällen eine mehr oder weniger ausgeprägte, möglicherweise durch sekundäre Schrumpfungsvorgänge akzentuierte Längsfaltung (Abb. 2). Die einzelnen Zellen sind in mehr oder weniger regelmäßigen, längs verlaufenden Reihen angeordnet, wobei die Längsreihung durch die auf ihrer Oberfläche befindlichen, infolge der Kutinverdickung intensiv fluoreszierenden Papillen hervorgehoben wird (Abb. 2 und 3a). Eingeschaltet sind etwa zehn bis fünfzehn Spaltöffnungsstreifen erkennbar, die sich von der Basis der Blätter bis in den unteren Teil ihres freien Abschnittes erstrecken (Abb. 3a). Die Papillen erscheinen im Bereich der meist leicht erhabenen Spaltöffnungsstreifen oft weniger ausgeprägt als in den rinnenartig eingesenkten Zwischenbereichen (Abb. 2 und 3).

Da die Nebenzellen offensichtlich schwächer kutinisiert sind als die normalen Zellen der Blattoberseite und auch keine Papillen tragen, erscheinen die Spaltöffnungskomplexe in der Fluoreszenz als dunkle Flecken (Abb. 2 und 3). So lassen die Spaltöffnungsstreifen jeweils eine Reihe von mehr oder weniger regelmäßig hintereinander angeordneten Spaltöffnungsapparaten erkennen; nur vereinzelt sind zwei Spaltöffnungsapparate nebeneinander zu finden. Die einzelnen Spaltöffnungen, deren Schließzellen nicht erkennbar sind, erscheinen, soweit dies bei der technisch bedingten Maximalvergrößerung erkennbar ist, eingesenkt. Sie werden dabei von einem Ring aus vier bis sechs Nebenzellen umgeben und leicht überwölbt (Abb. 3b). Ihre Längsachse ist in den meisten Fällen etwa parallel zur Erstreckung der Spaltöffnungsstreifen ausgerichtet.

Auf der Oberfläche des Zweigfragmentes sind die Zellen im Bereich zwischen den einzelnen Blättern quer zur Längsachse des Zweiges gestreckt. Hier sind nur verstreut undeutliche Spaltöffnungsapparate zu erkennen, und Papillen fehlen gänzlich (Abb. 4).

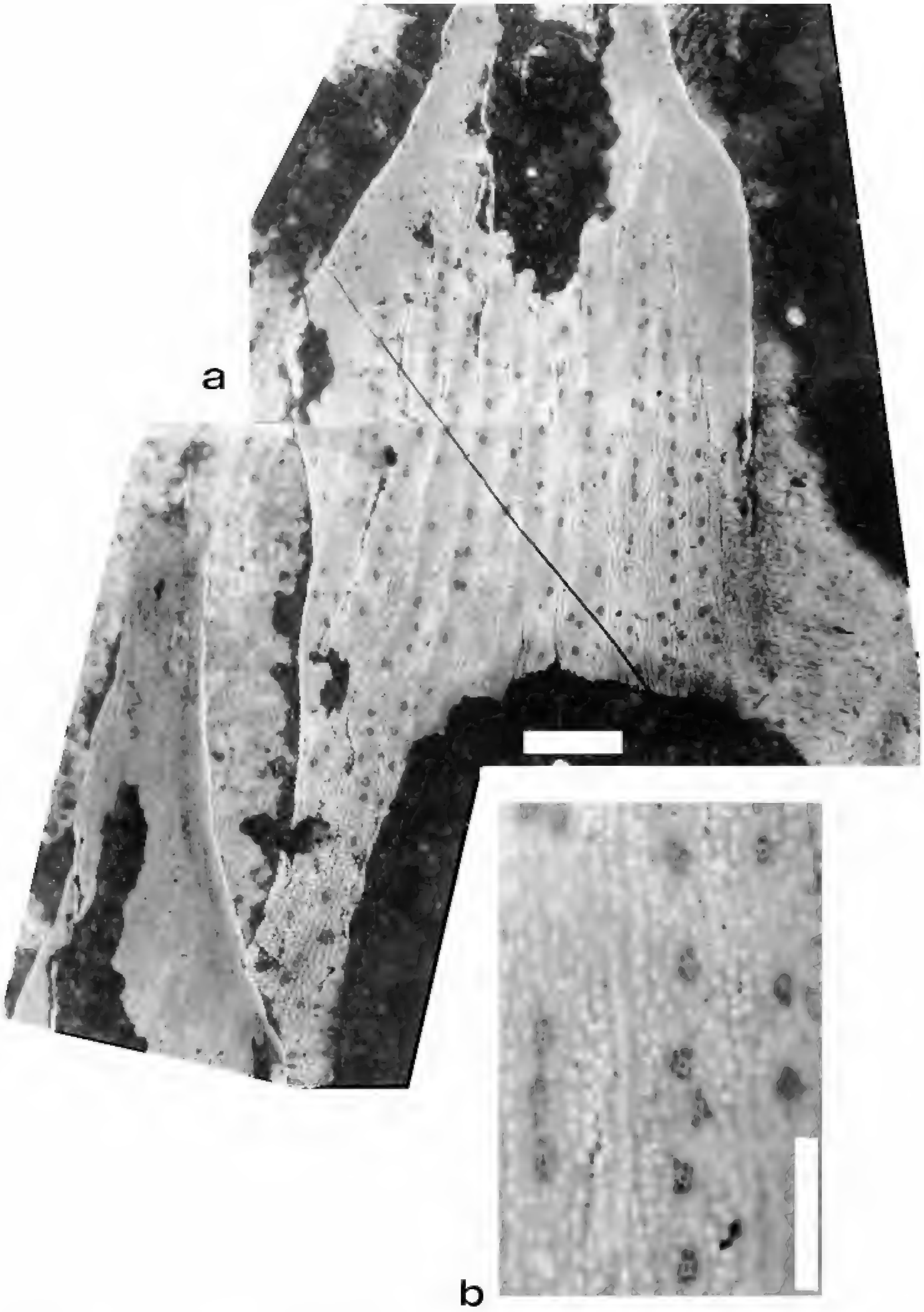


Abb. 3. Zungenförmige Blätter. Auflicht-Fluoreszenz.
a: Photo-Mosaik eines mit Ausnahme der Spitze vollständigen zungenförmigen Blattes (links unten ist die lang ausgezogene stumpf endende Spitze eines weiteren Blattes erkennbar). Maßstab 500 µm.
b: Ausschnitt aus Abb. 3a mit papillöser Kutikula und Spaltöffnungen. Maßstab 200 µm.

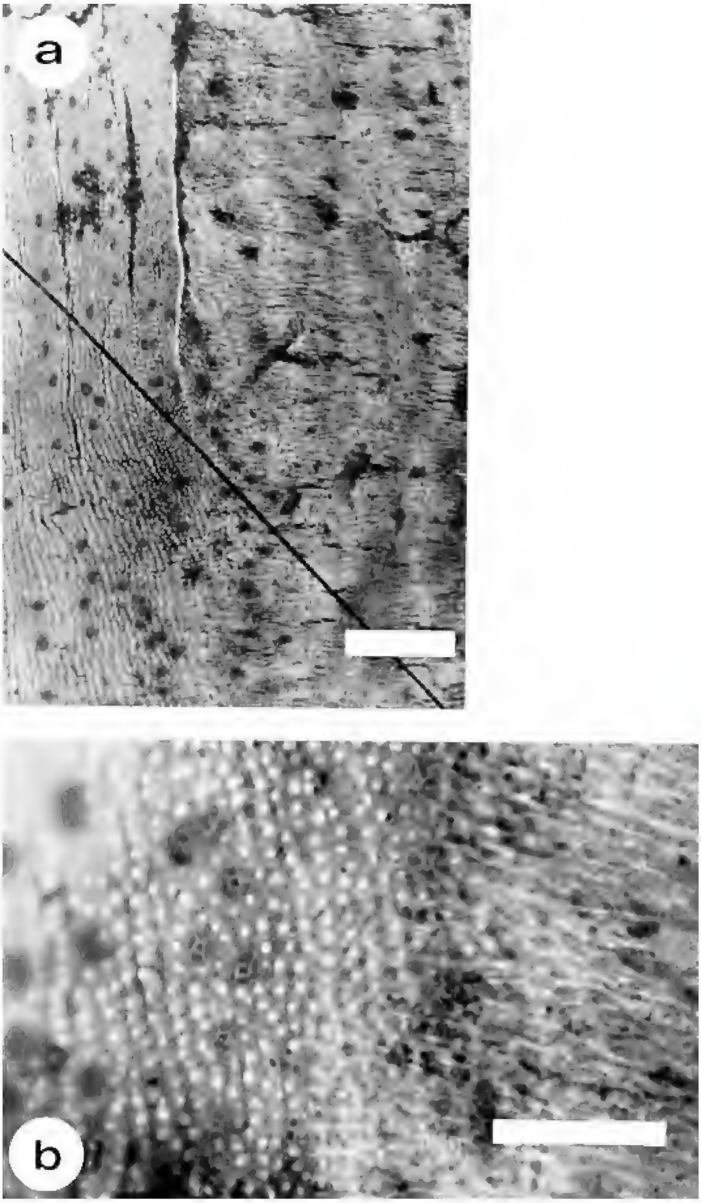


Abb. 4. Basaler Teil eines Blattes (links) neben dem die infolge des sekundären Dickenwachstums quer zur Längsrichtung des Zweiges gestreckten Zellen gut erkennbar sind. Auflicht-Fluoreszenz.
a: Übersicht. Maßstab 500 µm.
b: Ausschnitt im Bereich des Überganges vom Blatt (links, mit Spaltöffnungen und papillöser Oberfläche) zur Oberfläche des Zweiges mit quer gestreckten Zellen. Maßstab 200 µm.

3.2. Bestimmung

Unter den wenigen aus dem Posidonienschiefer des Schwarzen Jura ε bekannt gewordenen Arten von Pflanzen (Wilde, im Druck) sind zwei Koniferen, *Pagiophyllum araucarinum* (Pomel 1849) Barale 1981 und „*Cupressites*“ *liasinus* Kurr 1845. Die zuerst genannte Art ist durch die gattungstypischen, hakenartig abstehenden Blätter gekennzeichnet und kommt schon deshalb für einen Vergleich mit dem vorliegenden Fossil nicht in Frage. Hinzu kommen die völlig andersartigen Kutikularstrukturen (eigene Beobachtungen am Holotypus; siehe Abb. bei Harris 1979).

Die spiralig ansitzende Belaubung des Zweiges, bei der die einzelnen Blätter auf etwa 2/3 ihrer Länge (ohne Spitze) mit dem Zweig verwachsen sind, dem sie in ihrem freien Teil dicht anliegen, läßt an eine Zugehörigkeit zur Formgattung *Brachyphyllum* Brongniart 1828 ex Lindley & Hutton 1836 im Sinne von Harris (1979) denken. Die anliegenden, breit zungenförmigen Blätter unseres Fossils weisen schon von der Form her gewisse Ähnlichkeiten zu den ebenfalls auf größeren Teilen ihrer Länge anliegenden, breit schuppenförmigen bis leicht abstehenden, dickfleischig-zungenförmigen Blättern auf, die am Holotypus zu „*Cupressites*“ *liasinus* Kurr 1845, der wahrscheinlich zu *Brachyphyllum* gestellt werden kann (Wilde, in Vorbereitung), zu erkennen sind. Entscheidende Übereinstimmungen des hier beschriebenen Fossils mit der genannten Art liegen jedoch in den Kutikularstrukturen. Für den Vergleich wichtig sind die in der Auflicht-Fluoreszenz deutlich hervortretenden Papillen, die sich auch am Holotypus zu „*Cupressites*“ *liasinus* finden (Wilde, in Vor-

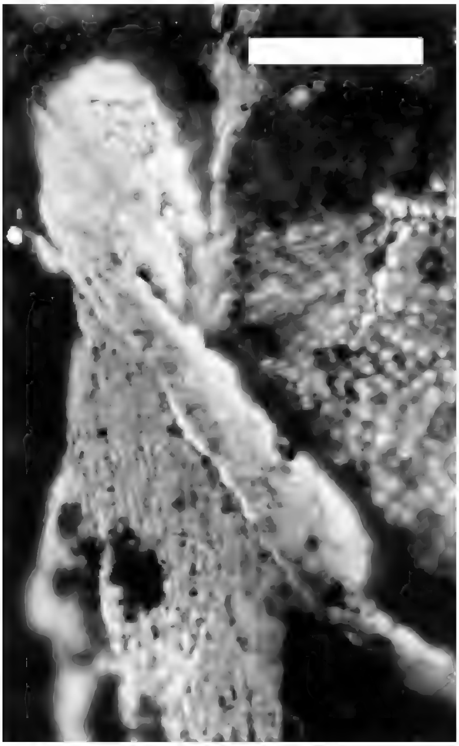


Abb. 5. Freie und leicht nach außen abstehende Spitze eines Blattes (Seitenansicht am Rande des komprimierten Zweiges). Auflicht-Fluoreszenz. Maßstab 200 µm.

bereitung). Weitere Übereinstimmungen finden sich in den einreihigen Spaltöffnungsstreifen der Blattoberseite, die im freien Teil der Blätter schnell auslaufen. Soweit in der Auflicht-Fluoreszenz erkennbar, ist der Bau der Spaltöffnungsapparate beim vorliegenden Fossil offensichtlich identisch mit dem Bau der Spaltöffnungsapparate beim Holotypus zu „*Cupressites*“ *liasinus* (WILDE, in Vorbereitung).

Im Gegensatz zur dicht gedrängt ansitzenden Belaubung beim Holotypus zu „*Cupressites*“ *liasinus* stehen die einzelnen Blätter bei unserem Fossil weitgehend voneinander isoliert (Abb. 1 bis 3). Diese Tatsache ist, wie auch die quer zur Längserstreckung des Zweigfragmentes gestreckten Zellen zwischen den Blättern (Abb. 4), auf das sekundäre Dickenwachstum der betreffenden Achse zurückzuführen. So ist nach eigenen Beobachtungen auf dem bei SALFELD (1907: Taf. 17) abgebildeten Zweig von „*Cupressites*“ *liasinus* klar erkennbar, wie die dicht gedrängt ansitzende Belaubung der distalen Zweigabschnitte in eine lockerere Stellung einzelner Blätter am unteren Teil der Hauptachse übergeht. Unser deutlich kräftigerer Zweigabschnitt ist noch weiter proximal anzusetzen. Bei ihm sitzen die einzelnen Blätter infolge eines fortgeschrittenen sekundären Dickenwachstums fast vollkommen isoliert an.

4. Befunde zur Fossilisation

4.1. Bituminöser Tonmergelstein

Es liegt die durch zahlreiche flaserige organische Einschlüsse braunfarbene feingeschichtete Fazies eines bituminösen Tonmergelsteins vor. Im Dünnschliff (Abb. 6)

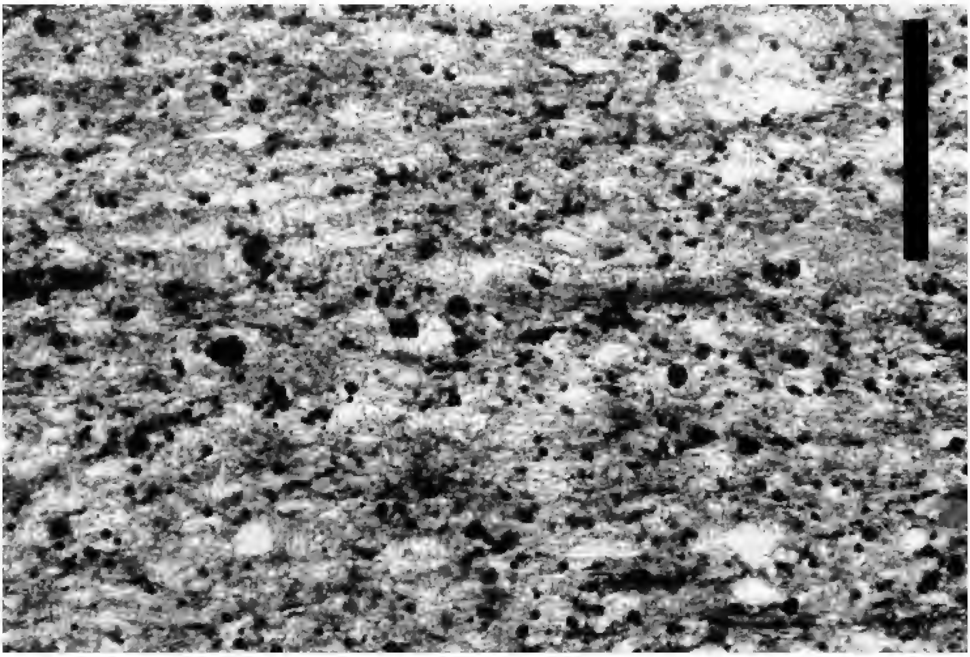


Abb. 6. Gesteins-Matrix des Fundstückes (Mergelstein-Fazies). Dünnschliff im normalen Durchlicht. Maßstab 100 µm.

werden linsenförmig kompaktierte, körnig-kalzitische Pellets sichtbar, die einen Durchmesser von 0,11–0,23 mm erreichen. Hiervon läßt sich eine weitere Größenklasse abgeflachter, kalzitischer Pellets mit einem Durchmesser von 0,89–1,0 mm unterscheiden. Nicht so häufig sind lagige Kalkkrusten mit einer Stärke von maximal 0,3 mm und einer Längserstreckung von über 3,5 mm. Eckige bis abgerundete Kalk- und Quarzkörner sind im Sediment nicht selten und haben einen Durchmesser von 0,10–0,17 mm. Die Größenordnung der Pyritkörner liegt im Durchmesser zwischen 0,035 mm und 0,07 mm; sie sind nur selten größer oder kleiner.

4.2. Gagat

Der Gagatkörper der Hauptachse des Zweiges wird senkrecht zur Schichtung von Volumenschrumpfrissen („Schlechten“ der Kohlengeologie; Murawski 1979) durchschlagen, die sehr weitgehend parallel zueinander in Abständen von ungefähr 2 bis 5 mm aufeinander folgen. Sie verlaufen in spitzem Winkel zur Längserstreckung der Hauptachse. Einige wenige Risse sind schwächer entwickelt und durchschlagen den Gagatkörper offenbar nicht ganz. Eine mineralische Füllung dieser Risse ist nicht erkennbar. Die Gefügeflächen sind hier ausschließlich auf den Gagatkörper beschränkt und setzen sich im Nebengestein nicht als Klüftung fort. An kleinen Bruchstellen werden muschelige Bruchstrukturen der schwärzlichen Gagatmasse sichtbar. Im oberen, freipräparierten Drittel des Zweigrestes wechselt die schwarze Gagatfarbe des verwitterten Abschnitts zu einem tiefdunklen Braun.

Am distalen und proximalen Ende der Hauptachse des Zweigrestes wurden jeweils Proben entnommen und davon Dünnschliff-Querschnitte angefertigt, von denen einer auf Abb. 7 in einer zeichnerischen Übersicht wiedergegeben ist. Im Dünnschliff wird der Gagatkörper von einer dünnen, stark aufgehellten Schicht umgeben (Abb. 8). Sie fluoresziert bei Blaulicht-Anregung kräftig und entspricht der erhalten gebliebenen Kutikula des Zweiges. Die kräftig braune Gagatmasse läßt eine deutlich dunklere Außenzone erkennen, von der die Schuppenblätter nach außen als Grate abgehen und in das kalkige Sediment hineinragen (Abb. 8 und 9). In der Farbe entspricht der Außenzone eine gleichfalls dunkle Kernzone in der Mitte des Gagatkörpers (Abb. 8). In der helleren Mittelzone der Gagatmasse ist oberhalb und unterhalb des dunkleren Kerns ein in Form von Helligkeitsunterschieden ausgeprägter feiner Lagenbau erkennbar (Abb. 10a). Dieser mehr oder weniger konzentrische Lagenbau, der an den Schmalseiten des Fossils undeutlich wird, ist auf das kollabierte Zellwandgerüst des ursprünglichen Holzkörpers zurückzuführen (Abb. 10b). Die durch ihre verschiedene Helligkeit ausgezeichneten Zonen entsprechen höchstwahrscheinlich den verschiedenen ursprünglichen Gewebeverbänden, von innen nach außen dem Mark, dem Holzkörper und der Rinde.

4.3. Konkretionärer Kalk

Im distalen Abschnitt des Zweigfragmentes ist im Bereich der abgehenden Seitenachse eine insgesamt sehr dünne Verkrustung des Gagatkörpers mit pyrithaltigem Kalk entwickelt. Ober- und Unterseite des stark abgeflachten Gagatkörpers werden von dieser Kalkkruste lückenlos bedeckt, und die Verkalkung umschließt auch die Schmalseiten des gagatisierten Querschnitts. Auf der durch die Präparation freigelegten Unterseite des hier auf 0,48 mm maximaler Stärke abgeflachten Gagatkörpers der Hauptachse ist die Kalkauflage primär sehr dünn (0,02–0,07 mm). Auf seiner

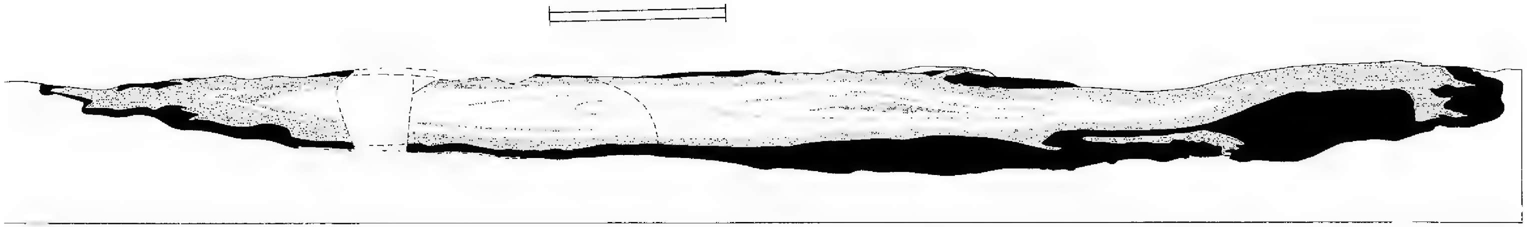


Abb. 7. Querschnitt der Hauptachse des Zweigfragmentes nach dem Befund eines Dünnschliffes (Zeichnung, präparierte Seite oben, einbettender Mergelstein ohne Signatur). Gepunktet: Mikrostrukturen in der Gagatsubstanz. Schwarz: Konkretionäre Kalkkruste. Maßstab 1 mm.

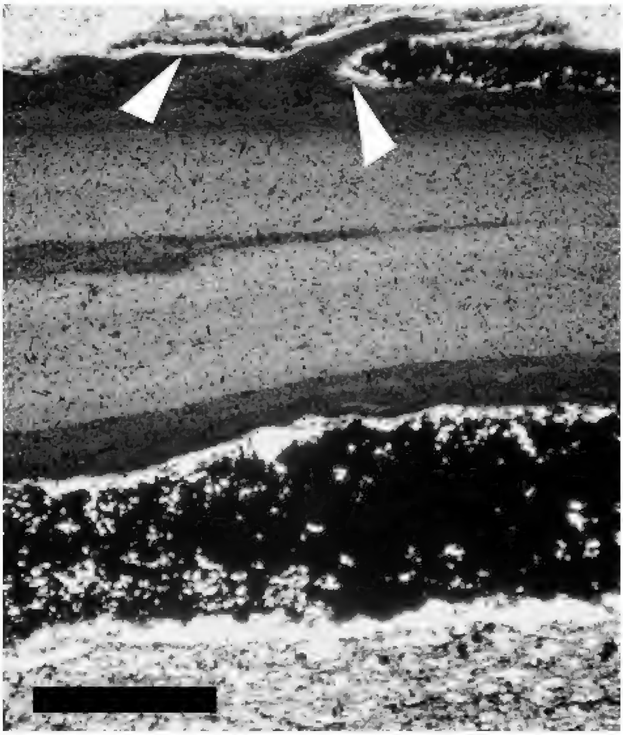


Abb. 8. Querschnitt durch das stark abgeflachte Zweigfragment. Ehemaliges Mark (ausgelängte Kernzone) und Rindengewebe (randlicher Bereich) dunkel, dazwischen gagatisiertes Holzgewebe (heller). Im Bereich um ein in das Sediment hineinragendes Blatt (zur Lage vgl. Abb. 7) ist die der Kutikula entsprechende helle Außenlage deutlich erkennbar (Pfeile). Stark pyritisierte kalkige Bereiche in der Umgebung des Zweigfragmentes schwarz erscheinend. Dünnschliff im normalen Durchlicht. Maßstab 200 µm.

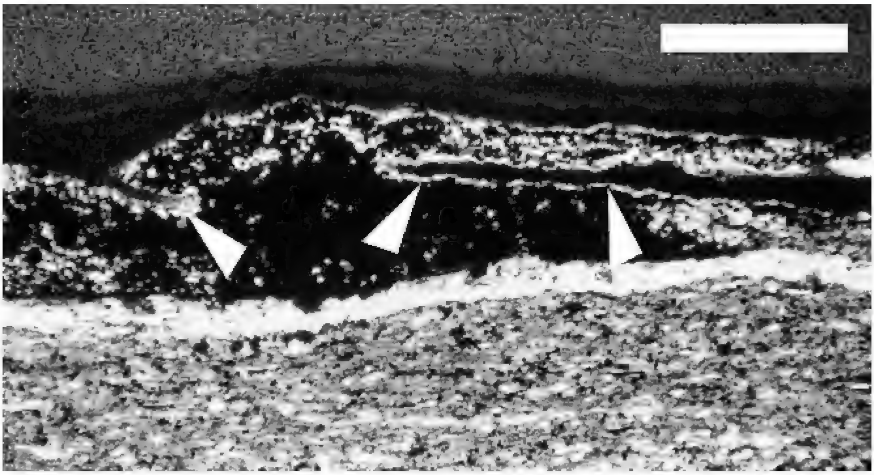


Abb. 9. Übergang vom Zweigfragment (oben) über die stark pyritisierte konkretionäre Hülle (schwarz) zur Gesteins-Matrix. An zwei Stellen ragen Reste von Blättern in die konkretionäre Hülle hinein (Pfeile, zur Lage vgl. Abb. 7). Dünnschliff im normalen Durchlicht. Maßstab 200 µm.

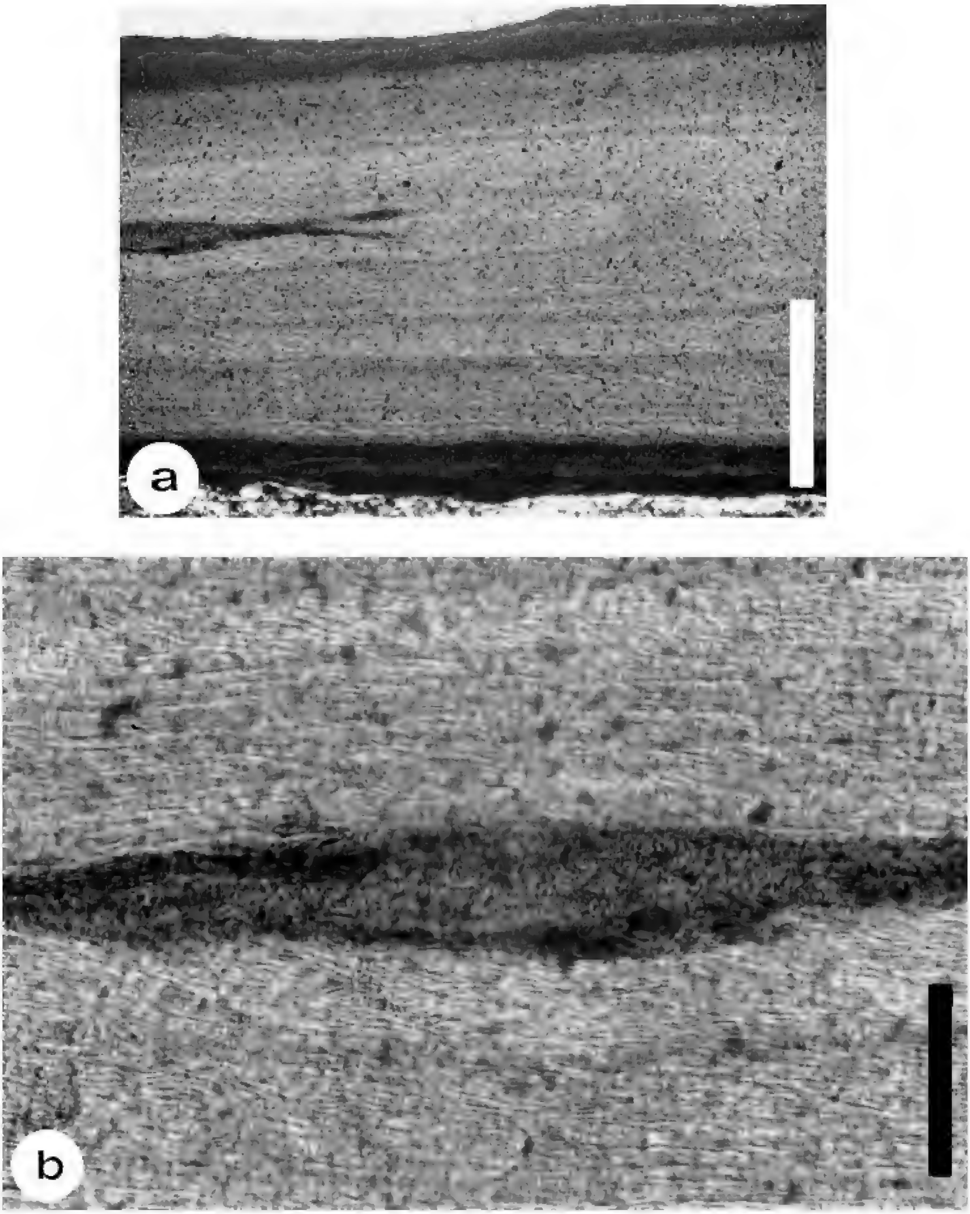


Abb. 10. Querschnitt des stark abgeflachten Zweigfragmentes. Dünnschliff im normalen Durchlicht.

a: Übersicht. Konzentrischer Lagenbau im Bereich des gagatisierten Holzgewebes erkennbar. Maßstab 200 µm.

b: Ausschnitt vom zentralen Bereich mit den dunkleren und körnig erscheinenden Resten des ehemaligen Markgewebes in der Mitte. In der Umgebung ist noch das vollkommen kollabierte Zellgefüge des ehemaligen Holzgewebes erkennbar. Maßstab 50 µm.

Oberseite mißt sie im Mittel 0,2 bis maximal 0,3 mm, bleibt also dünner als der Querschnitt der abgeflachten Achse. Soweit dies zu beobachten ist, entstand bei der Verkalkung kein einheitlicher, alle Bereiche der Hauptachse des Zweiges umschließender Konkretionskörper (Abb. 7).

Im Bereich der Verkalkung ist im Hangenden und Liegenden eine deutliche Grenze zum laminierten Tonstein-Sediment ausgebildet, die durch sekundäres Abbiegen der Tonstein-Laminae noch betont wird. In der Kalkmatrix der dünnen „Konkretion“ wechseln opake, massiv pyritisierte Zonen (Abb. 8, 9) mit solchen, in denen Pyrit nur in Form von einzelnen Körnern auftritt. Diese Körner werden als rundliche Zusammenballungen sehr feiner Kristalle aufgefasst, die allgemein als „Framboide“, „Himbeerpyrite“ oder „Rogenpyrite“ bezeichnet werden. In beiden Zonen sind unverdrückte, stark pyritisierte Pellets mit Durchmessern von 0,16–0,28 mm festzustellen.

Fossil- und Sedimentstrukturen sind innerhalb des konkretionären Kalkes nicht von der Kompaktion betroffen. Dies geht insbesondere aus der rundlichen Gestalt der Pellets hervor, die auf eine fehlende sekundäre Verformung hinweist. Einen weiteren Hinweis geben die dünnen, auf der Ober- und Unterseite des Gagatkörpers im Schliff erfaßten Fortsätze der Schuppenblätter, die noch in auffälligem Winkel von der Achse abstehen (Abb. 7–9). Sie konnten bei der Kompaktion nach der Zementation des Kalkes nicht mehr an die Achse angepreßt werden.

Der Klassifikation von Folk (1959) folgend ist das kalkige Sediment als Pelsparit anzusprechen. Flächig ausgedehnte Bereiche der dünnen „Konkretion“ zeigen eine verhältnismäßig lockere Packung der Pellets. Daneben existieren räumlich begrenzte Zonen mit einer wahrscheinlich dichteren Packung der Pellets, die jedoch infolge einer massiven Pyritisierung nur undeutlich erkennbar ist. Die Grenzen beider Zonen verlaufen im Schliffbild dabei annähernd senkrecht zum Pflanzenrest. Die Kristallgrößen des sparitischen Gefüges sind gering; mikritische Einschlüsse sind auffällig.

Auf der ganzen im Schliff erfaßten Länge der konkretionären Kruste fehlen Rissbildungen völlig.

5. Taphonomische und diagenetische Abläufe

Die in der konkretionären Kruste eingeschlossenen Pellets werden, wie die detritischen Quarz- und Kalkkörner sowie die größeren Pyritkörner als Mitbestandteile eines tonigen Ausgangssediments gedeutet. Dieses Ausgangssediment ist als ein unverfestigter, locker bis stellenweise dichter gepackter Kotpillenschlamm anzusprechen. Die dichter gepackten Bereiche des Sedimentes sind nicht unbedingt durch reguläre Setzungsprozesse zu erklären, jedoch lassen sich die beobachteten Diskontinuitäten im zweidimensionalen Dünnschliffbild vorerst nicht befriedigend klären.

Die geringen Kristallgrößen des sparitischen Gefüges mit mikritischen Einschlüssen werden als Hinweis auf Rekristallisation, das heißt sekundäres Wachstum der einzelnen Kristalle, gedeutet. Danach liegt sehr wahrscheinlich ein aus einem mikritischen Sediment entstandener Pseudosparit vor. Das kalkige Primärsediment dürfte ein Pelmikrit gewesen sein. Zweifelsfreier Orthosparit tritt im engeren Bereich der konkretionären Kruste nicht auf, ist aber in der Umgebung des Fossils in einem kleinen Hohlraum innerhalb eines Knochenrestes nachweisbar.

Nach längerer Drift unbekannter Dauer, das heißt einem Schwimm- und einem Schwebestadium, gefolgt vom Absinken des wassergetränkten Zweigfragmentes (Klaehn 1929: 159), gelangte der Koniferenrest erst auf und dann schließlich in das Sediment. Es sind dabei keinerlei Anzeichen für eine durch Einsinken bedingte Deformation der Laminae erkennbar, wobei das kleine Volumen und die geringe Dichte des Restes dies auch nicht erwarten lassen. Unmittelbar nach der wahrscheinlich raschen Einbettung war das Zweigfragment dann den Einwirkungen der im umgebenden Sediment verteilten organischen Substanz ausgesetzt.

Abbau und Wanderung von im Bereich des aufgeweichten und mehr oder weniger homogenisierten („gelifizierten") Zweigfragmentes besonders hoch konzentriertem organischem Material ließen im Porenwasser um das Fossil eine Übersättigung in Bezug auf Karbonat- und Eisenionen entstehen (vergleiche hierzu Raiswell 1971: 168, Hudson 1978: 356 und Küspert 1983: 53). Mit Raiswell (1976: 242) kann insbesondere ein Mikroenvironment mit lokaler Karbonatübersättigung (und -fällung) angenommen werden. Die insgesamt lockere Packung der Sedimentpartikel läßt auf eine hohe primäre Porosität schließen, so daß als Bildungsort des frühdiagenetischen Kalküberzuges ein Abschnitt der Sedimentsäule nahe der Suspensionszone angenommen werden kann. Die massive Pyritisierung von Kalkkomponenten spricht dafür, daß dem Porenwasser des Sediments über Diffusion aus der nahen Wassersäule Sulfat zugeführt wurde. Pyrit ist so offenbar über den ganzen Zeitraum des wahrscheinlich nur kurz andauernden einphasigen Karbonatfällungsprozesses gebildet worden. Die Bildung von Framboiden deutet möglicherweise auf eine Beteiligung von Bakterien bei der Pyritfällung hin (siehe hierzu zum Beispiel Füchtbauer 1988: 425). Bevorzugt wurden dabei die an organischem Material reichen Kotpellets pyritisiert.

Sedimentäre Laminae sind in der dünnen Kalkkruste nicht zu beobachten. Ebenso fehlen Risse, wie sie bei konkretionären Karbonaten in der Regel im Laufe der Diagenese bei der Entwässerung entstehen. Wahrscheinlich blieb die mit der Abfuhr des in der „Konkretion" enthaltenen Wassers einhergehende Schrumpfung bei der geringen Stärke der Kalkkruste so gering, daß es nicht zur Bildung von Rissen kam.

Die unvollständige konkretionäre Kruste um Teilabschnitte des kleinen Zweigfragmentes erscheint auf den ersten Blick untypisch. Um Pflanzenreste herum ausgefällte Karbonate treten zumeist in Form von massiven, dickleibigen Konkretionen in Erscheinung (Einsele & Mosebach 1955, Riegraf 1980). Dennoch dürften dünnere diagenetische Verkalkungen in unterschiedlichen Lithofazies des Posidonienschiefers nicht selten vorkommen, und es ist eher wahrscheinlich, daß sie durch ihre Unauffälligkeit bisher einer Untersuchung entgangen sind. Die Tatsache, daß im hier beschriebenen Fall kein in horizontaler und vertikaler Erstreckung einheitlicher Konkretionskörper entstanden ist, könnte darauf zurückzuführen sein, daß am Ort der Einbettung keine gleichmäßigen und konstanten Bedingungen für die andauernde Fällung von Karbonat und Eisensulfiden gegeben waren. Das das Fossil einschließende Gestein ist dem Faziestyp B (Küspert 1983) zuzuordnen, in dem Konkretions- und Laibsteinbildung generell seltener zu beobachten ist, als in den tieferen Abschnitten des Posidonienschiefer-Profils.

6. Gagatisierung

Beim vorliegenden Fossil muß der Prozeß der als Homogenisierung der organischen Substanz des Pflanzenrestes in Erscheinung tretenden Gagatisierung (zum Thema „Gagat“ siehe u.a. WELLER & WERT 1993) vor der Setzung und Kompaktion des Sedimentes im wesentlichen abgeschlossen gewesen sein. Die dünne, in sehr frühen Stadien der Diagenese entstandene konkretionäre Kruste (vgl. 4.3) umschließt den bereits stark abgeflachten Gagatkörper und nicht ein vorhergehendes Zersetzungs- bzw. Diagenesestadium des Holzes.

KÜSPERT (1983: 146) faßt den Vorgang der Gagatisierung als frühdiagenetischen Prozeß auf. Er nimmt an, daß hierbei intensive Einwanderung und anschließende Polymerisation bzw. Kondensation niedermolekularer (kolloidaler?) lipidreicher Humussubstanzen wesentlich sind (KÜSPERT 1983: 147). KÜSPERT's Ansicht stimmt grundsätzlich mit den Beobachtungen von EINSELE & MOSEBACH (1955: 398) überein, die den Gagatisierungsprozeß in einem frühen Diagenesestadium (Diagenesestadium 3 ihrer Gliederung) ansiedeln, in dem Setzung und Kompaktion des Sediments noch kein erhebliches Ausmaß erreicht hatten. Eine erste Volumenreduktion der im Sediment eingeschlossenen Hölzer trat hierbei bereits durch die mit der Sedimentsetzung erfolgende Entwässerung auf (während des Diagenesestadiums 2 nach EINSELE & MOSEBACH 1955; vergleiche auch RIEGRAF 1980: 86). Die einsetzende Kompaktion führte dann zu erheblicher Deformation der aufgeweichten Holzstrukturen. POTONIÉ (1951: 569) beobachtete „inkohltes, mehr oder weniger erhaltenes, oft aber stark zusammengedrücktes Holzgewebe“, was grundsätzlich auch unseren Beobachtungen entspricht. Gleichzeitig mit dieser schwächeren bis stärkeren mechanischen Deformation der Holzstrukturen erfolgte die Einwanderung der sedimentorganischen Stoffe, kulminierend in Diagenesestadium 3 (3–4) (nach EINSELE u. MOSEBACH 1955) mit einer weiteren, sehr erheblichen Volumenreduktion (vergleiche auch KLAEHN 1929: 154f), die durch An- und Auflösung von Holzstrukturen erklärt wird (EINSELE & MOSEBACH 1955: 336). Im Gegensatz zur Deutung von EINSELE und MOSEBACH (1955: 398) wird die Anlage der Schrumpfrisse der ersten Generation im Gagat (eine einzige Schrumpfriß- bzw. „Kluft“richtung im Gegensatz zu späteren Diagenesestadien des Gagats; vergleiche MURAWSKI 1979: 3) als frühdiagenetisch aufgefaßt. Denn im Alterungsvorgang organischer (niedermolekularer) Substanzen kennzeichnen starke Schrumpfung und damit verbundene unmittelbar anschließende Rissbildung das in der frühen Diagenese ablaufende Kondensationsstadium (KELLER 1992: 55, für tierische Weichteilreste). Die Schrumpfrisse senkrecht zur Schichtung glichen den Volumenschwund in der Horizontalen aus, wogegen der Volumenschwund in der Vertikalen durch Nachsinken des Hangenden kompensiert wurde (MURAWSKI 1979).

Frühdiagenetische, in weitgehend unkompaktiertem Sediment entstandene Karbonate zeigen sich, bezieht man in den Vergleich außer dem süddeutschen auch den südfranzösischen Bereich ein (RIEGRAF 1980: 83), in Kontakt mit einem bemerkenswert breiten Spektrum von Erhaltungszuständen eingeschlossener Hölzer, von undeformierter körperlicher Erhaltung, zum Teil mit strukturbietend erhaltenen Partien, bis zu vollständiger Gagatisierung (siehe auch EINSELE & MOSEBACH 1955: 334). Es liegt nahe, diese Vielfalt auf eine im Ablauf der frühen Diagenese in Einsetzen und Dauer variablere Phase des Gagatisierungsprozesses (im Sinne von KÜSPERT 1983) zurückzuführen, in der u.a. unterschiedliche Volumina der Holzreste, unterschiedliche Holzarten sowie verschiedene Erhaltungszustände nach der Drift wahrscheinlich unterschiedliche Abläufe der Zersetzungs- und Gagatisierungsprozesse bedingten.

Andererseits wurde die zeitliche Abfolge frühdiagenetischer Prozesse intensiv von der sedimentären Fazies und deren organischer Komponente beeinflußt. Die Einordnung von Erhaltungsstadien fossiler Hölzer in ein Schema des Diageneseablaufs ist daher strenggenommen nur innerhalb petrographisch gleichartiger Horizonte des Posidonienschiefers berechtigt. Hierzu liegen insgesamt jedoch noch viel zu wenig Beobachtungen vor.

7. Literatur

BARALE, G. (1981): La paléoflore jurassique du Jura français: étude systématique, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. – Documents des Laboratoires de Géologie Lyon, **81**: 1–467, 59 Abb., 12 Tab., 66 Taf.; Lyon.

EINSELE, G. & MOSEBACH, R. (1955): Zur Petrographie, Fossilerhaltung und Entstehung der Gesteine des Posidonienschiefers im Schwäbischen Jura. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **101**(3): 319–430, 15 Abb., Taf. 36–40, Beil. 1–2; Stuttgart.

FOLK, R.L. (1959): Practical petrographic classification of limestones. – Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **43**(1): 1–38, 41 Abb., 2 Tab.; o.O.

FÜCHTBAUER, H. [Hrsg.](1988): Sedimente und Sedimentgesteine. 4. Auflage. – 1141 S., 660 Abb., 113 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).

HARRIS, T.M. (1979): The Yorkshire Jurassic flora, V. Coniferales. – 166 S., 68 Abb., 7 Taf.; London (British Museum (Natural History)).

HUDSON, D.J. (1978): Concretions, isotopes, and the diagenetic history of the Oxford Clay (Jurassic) of central England. – Sedimentology, **25**: 339–370, 7 Abb., 6 Tab.; Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.

KELLER, T. (1992): „Weichteil-Erhaltung“ bei großen Vertebraten (Ichthyosauriern) des Posidonienschiefers Holzmadens (Oberer Lias, Mesozoikum Süddeutschlands). – Kaupia, **1**: 23–62, 25 Abb., 1 Tab.; Darmstadt.

KLAEHN, H. (1929): Mit tierischem Besatz bewachsene Holzreste aus dem schwäbischen Posidonienmeer. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **85**: 138–163, 11 Abb.; Stuttgart.

KÜSPERT, W. (1983): Faziestypen des Posidonienschiefers (Toarcium, Süddeutschland). Eine isotopengeologische, organisch-chemische und petrographische Studie. – Dissertation Universität Tübingen, 232 S., 30 Abb., 10 Tab.; Tübingen. – [Unveröffentlicht].

KURR, J.G. (1845): Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs. – Anhang an Einladungs-Schrift zu der Feier des Geburtsfestes Sr. Majestät des Königs Wilhelm von Württemberg in der königl. polytechnischen Schule zu Stuttgart den 27. September 1845: 1–17, 3 Taf.; Stuttgart.

MURAWSKI, H. (1979): Das Steinkohlenflöz als tektonischer Körper. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, **130**/1: 1–14, 9 Abb.; Hannover.

POMEL, A. (1849): Matériaux pour servir à la flore fossile des terrains jurassiques de la France. – *In*: MONHEIM, J.P.J. & DEBEY, M.H. (Hrsg.): Amtlicher Bericht über die 25. Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte: 331–354; Aachen.

POTONIÉ, R. (1951): Petrographische Klassifikation der Bitumina. – Geologisches Jahrbuch, **65** (1949): 551–572; Hannover, Celle.

RAISWELL, R. (1971): The growth of Cambrian and Liassic concretions. – Sedimentology, **17**: 147–171, 5 Abb., 5 Tab.; Amsterdam.

– (1976): The microbiological formation of carbonate concretions in the Upper Lias of NE England. – Chemical Geology, **18**: 227–244, 7 Abb., 1 Tab.; Amsterdam, London, New York.

RIEGRAF, W. (1980): Kartierung im Kristallin und Jura des Truc de Balduc (Departement Lozère, Südfrankreich), unter besonderer Berücksichtigung von Fazies und Fauna des bituminösen Untertoarciums. – Diplomarbeit Universität Tübingen: 125 S., 29 Abb., 3 Tab., 3 Beil.; Tübingen – [Unveröffentlicht].

SALFELD, H. (1907): Fossile Land-Pflanzen der Rät- und Juraformation Südwestdeutschlands. – Palaeontographica, **54**/4: 163–204, Taf. 14–22; Stuttgart.

WELLER, M. & WERT, C. (1993): The fossil hydrocarbon Jet. – Die Geowissenschaften, **11**/9: 319–325, 8 Abb., 3 Tab.; Berlin.

Anschriften der Verfasser:

Priv.-Doz. Dr. VOLKER WILDE, Forschungsinstitut Senckenberg, Paläobotanik, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Germany
vwilde@sngkw.uni-frankfurt.de
Dipl.-Geol. THOMAS KELLER, Abteilung Archäologische und Paläontologische Denkmalpflege, Landesamt für Denkmalpflege, Schloß Biebrich – Ostflügel, D-65203 Wiesbaden, Germany

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 283	31 pp., 2 pls, 18 figs, 1 tab.	Stuttgart, 27. 6. 2000

The neoselachian shark *Sphenodus* from the Late Kimmeridgian (Late Jurassic) of Nusplingen and Egesheim (Baden-Württemberg, Germany)

By Ronald Böttcher, Stuttgart, and Christopher J. Duffin, Sutton

With 2 Plates, 18 Textfigures and 1 Table

Abstract

A virtually complete articulated specimen of *Sphenodus macer* (Quenstedt) is described from the Nusplingen Plattenkalk (Ulmense Subzone, Beckeri Zone, Late Kimmeridgian, Late Jurassic) of Egesheim near Nusplingen in south-western Germany. The first reconstruction of the body outline and description of the complete dentition and the neurocranium of a species of *Sphenodus* can be made from the specimen. The presence of an „eye" tooth in the upper dentition of *S. macer* is a convergence with lamniform sharks. Teeth of *Sphenodus nitidus* Wagner are also present in the Nusplingen Plattenkalk and comparisons between these two species and the type species *Sphenodus longidens* Agassiz, the most frequent Jurassic species, confirms the validity of the three species.

Résumé

Un spécimen articulé pratiquement complet de *Sphenodus macer* (Quenstedt) est décrit; il provient du calcaire lithographique de Nusplingen (sous-Zone à Ulmense, zone à Beckeri, Kimméridgien supérieur, Jurassique supérieur) d'Egesheim près de Nusplingen dans le Sud-Ouest de l'Allemagne. Pour la première fois sont présentés ici la reconstitution du contour du corps ainsi que la description de la totalité de la dentition et du neurocrâne d'une espèce de *Sphenodus*. La présence d'une „dent de l' œil" dans la dentition supérieur de *S. macer* est un caractère convergent avec les requins lamniformes. Des dent de *Sphenodus nitidus* Wagner sont aussi présentes dans le calcaire lithographique de Nusplingen: les diagnostics différentiels entre ces deux espèces sont donnés.

Zusammenfassung

Aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ulmense Subzone, Beckeri Zone, Ober-Kimmeridgium) von Egesheim, Südwestdeutschland, wird ein nahezu vollständiges Exemplar des Hais *Sphenodus macer* (Quenstedt) beschrieben. Anhand dieses Fundes können erstmals Körperform, vollständige Bezahnung und Neurocranium einer Art der Gattung *Sphenodus* beschrieben werden. Die Präsenz eines „Augenzahns" in der Oberkieferbezahnung stellt eine Konvergenz mit lamniformen Haien dar. Außer dem Skelett wurden im Nusplinger Plattenkalk zahlreiche isolierte Zähne von *Sphenodus nitidus* Wagner gefunden, die ebenfalls detailliert beschrieben werden. Aufgrund dieses Materials sowie durch Vergleiche mit der Typusart *Sphenodus longidens* AGASSIZ, der häufigsten jurassischen Art, wird die Eigenständigkeit aller drei jurassischen Taxa belegt.

1. Introduction

The Nusplingen Plattenkalk is one of the most famous fossiliferous horizons outcropping in south-western Germany. It is a Late Jurassic limestone which is very similar to the lithographic limestone of Solnhofen in Bavaria. The sediments were deposited in two basins (Westerberg Basin, Grosser Kirchbühl Basin) much smaller than those in Bavaria; the outcrops are restricted to an area of 2 km^2 (DIETL et al. 1998). The deposits are located on a hill which lies between the villages of Nusplingen and Egesheim, some 18 km east of Rottweil in the southwestern Swabian Alb (Fig. 1). They were discovered in 1839 and described four years later by QUENSTEDT (1843).

In the early 1850's the limestone was exploited for lithographic plates, but was found to be unsuitable. During this early phase of exploration many of the classic older finds were made, largely by QUENSTEDT for the University of Tübingen (GPIT) and O. FRAAS for his private collection (later purchased by the Naturalienkabinett, now the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS). At the end of the nineteenth century a commercial collector actively worked the locality for fossils, selling his specimens to Tübingen, Stuttgart and other institutions. In more recent times, the University of Tübingen has made three, and the University of Paris a single excavation at the site (DIETL et al. 1995).

Currently, two small quarries some 250 m apart exist in the Westerberg Basin (DIETL et al. 1998). The older of the two lies within the borders of Nusplingen, while the other is part of Egesheim. The Nusplingen quarry is the property of the Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, and both quarries lie within the protected excavation area entitled „Versteinerungen Nusplinger Plattenkalk“. The SMNS has been excavating the Egesheim quarry since the summer of 1993, and the Nusplingen quarry since 1994. A guide to the literature concerning geology and paleontology of the Nusplingen Plattenkalk is given in SCHWEIGERT (1997).

The stratigraphic position of the Nusplingen Plattenkalk is the Ulmense Subzone of the Late Kimmeridgian, on the basis of the accompanying ammonite fauna (SCHWEIGERT 1998). This means that the deposit is somewhat older than the Early Tithonian Solnhofen Plattenkalk (Fig. 2).

The Nusplingen Plattenkalk yields a flora and fauna similar to those of Solnhofen. The overall diversity known from the Nusplingen area is less than that from Solnhofen, however, because of the limited geographical extent of the deposits and the comparatively reduced level of exploitation. The fish fauna comprises sharks, rays, chimaeroids, actinopterygians and sarcopterygians (HEINEKE 1906; SCHWEIZER 1964). Early on in the development of the site, several isolated teeth of *Sphenodus* were found, described as „*Oxyrhina macer*“ and „*Oxyrhina longidens*“ (FRAAS 1855: 98). No skeletal remains of *Sphenodus* were found at that time. By contrast, a complete, articulated specimen of *Sphenodus* was one of the first discoveries during the preparatory work at the recent re-opening of the Egesheim quarry (Figs 3, 4). It lies within a thin siliceous layer, whose matrix renders preparation very difficult. That specimen is the main subject of this paper.

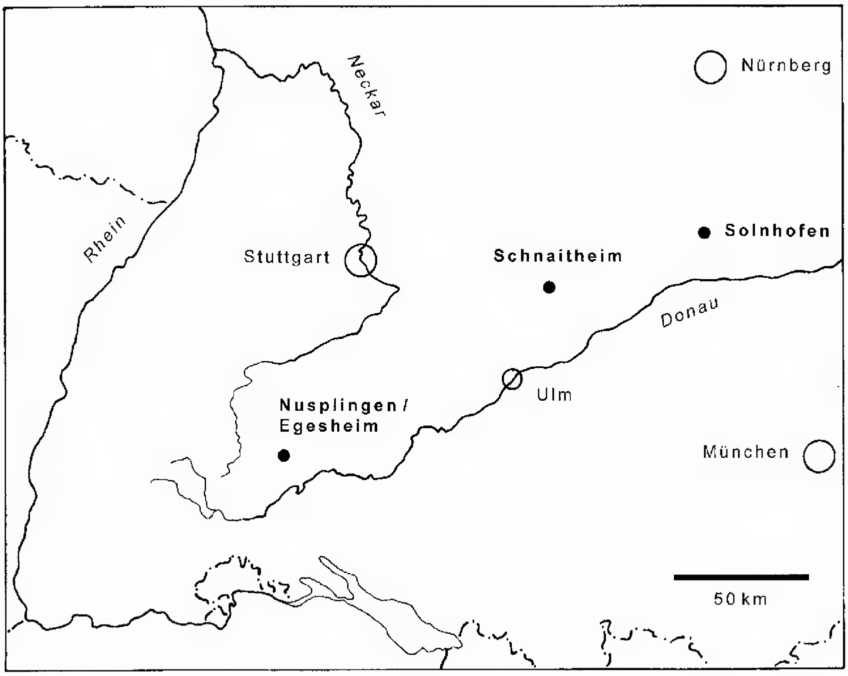


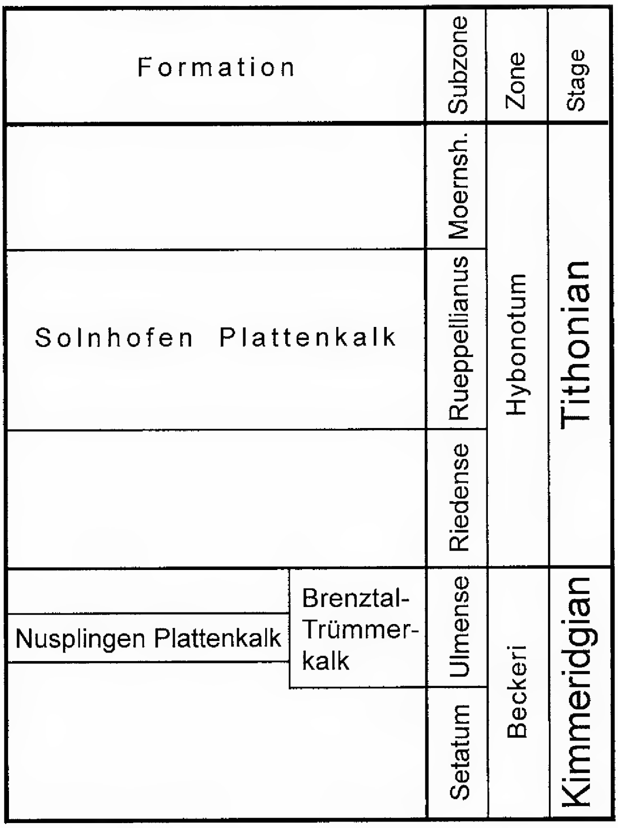
Fig. 1. Sketch map of southern Germany to show the location of the Nusplingen Plattenkalk and the type localities of *Sphenodus macer* (QUENSTEDT) (Schnaitheim) and *Sphenodus nitidus* WAGNER (Solnhofen).

In addition to many other fossils (DIETL & SCHWEIGERT 1999), some 70 isolated teeth of *Sphenodus* have been discovered throughout the succession during the recent excavation period in both quarries; they comprise 20 % of all fish remains found. Many of these teeth have been freed from the matrix by acetic acid treatment.

Sphenodus is a common genus in the European Jurassic with many nominal species (DE BEAUMONT 1960; DUFFIN & WARD 1993). Most of these species are founded on single teeth, some of them even being based upon cusps with the root missing. Since WAGNER (1862) described the cranial part of a skeleton of *S. nitidus* from Solnhofen, no other skeletal remains of the genus have been found. The skeleton described here is the most complete specimen of one of these sharks.

Three species of *Sphenodus* have been described from the Late Jurassic of southern Germany: *S. longidens* AGASSIZ, *S. macer* (QUENSTEDT) (both represented by isolated teeth), and *S. nitidus* WAGNER (based upon a solitary partial skeleton from Solnhofen). The holotype of *S. nitidus* and the older collections of *Sphenodus* teeth from Nusplingen have been previously described by DE BEAUMONT (1960) and SCHWEIZER (1964). Both authors considered *S. nitidus* and *S. macer* to be synonymous, whereas WOODWARD (1889) took the view that *S. macer* is a synonym of *S. longidens*. MUSPER (1920), on the other hand, treated all three names as valid. Re-examination of older material in the light of the new specimens permits the development of differential diagnoses for *S. macer* and *S. nitidus*.

All the new material from the Nusplingen Plattenkalk is deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Some of the older material is held



Formation		Subzone	Zone	Stage
Solnhofen Plattenkalk		Moernsh.	Hybonotum	Tithonian
		Rueppellianus		
		Riedense		
Nusplingen Plattenkalk	Brenztal-Trümmerkalk	Ulmense	Beckeri	Kimmeridgian
		Setatum		

Fig. 2. Stratigraphical position of the Solnhofen Plattenkalk (type horizon of *S. nitidus*), Nusplingen Plattenkalk, and Brenztal-Trümmerkalk (type horizon of *S. macer*). After Schweigert 1994, Schweigert & Zeiss 1994, and Schweigert (pers. comm.).

in the Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen (GPIT), and the holotype of *S. nitidus* is in the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich (BSPGM).

Acknowledgements

The authors would like to express their thanks to Drs G. Dietl, G. Schweigert (SMNS) and Prof. D. Thies (Univ. Hannover) for helpful discussions. Prof D. Thies also provided the photographs for Plate 2. Dr A. Liebau (GPIT, Tübingen) and Dr P. Wellnhofer (BSPGM, Munich) kindly loaned material from their respective institutions, Dr P. Wellnhofer also provided the photograph of the holotype of *Sphenodus nitidus*. A. Leidner (Univ. Hannover) generously allowed us to use some of his SEM photographs of the scales of *S. macer* and gave us access to his unpublished manuscript on synechodontiform scales. Our sincere thanks are also due to O. Maass, for undertaking the difficult and time-consuming task of preparing the *S. macer* skeleton, to Dr R. Wild for his attempts to take X-rays of the specimen and to R. Harling (all SMNS, Stuttgart), who took some of the photographs (Figs 3, 5, 7, Pl. 1). The manuscript was critically appraised by David Ward (Orpington), and the French summary provided by Dr D. Delsate (Battincourt). Finally our thanks are due to Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of the manuscript.

2. Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Elasmobranchii BONAPARTE, 1838
Cohort Euselachii HAY, 1902
Subcohort Neoselachii COMPAGNO, 1977
Superorder Squalomorphii COMPAGNO, 1973
Order Synechodontiformes DUFFIN & WARD, 1993
Family Orthacodontidae GLIKMAN, 1957

Remarks. – In 1957 GLIKMAN erected the family Orthacodidae. According to the International Code of Zoological Nomenclature this name must be corrected to Orthacodontidae (CAPPETTA 1987: 49). In 1960 DE BEAUMONT used this correct name without knowing the paper of GLIKMAN (1957). According to the Code the original author of a newly erected taxon remains the accredited author, even if the original spelling or suffix is incorrect and subsequently has to be amended. Therefore the author of the family Orthacodontidae is GLIKMAN, 1957 and not DE BEAUMONT, 1960 (as cited in CAPPETTA 1987; CAPPETTA et al. 1993), and the author is not written in brackets (as in DUFFIN & WARD 1993).

Genus *Sphenodus* AGASSIZ, 1843

1889 *Orthacodus*. – WOODWARD, p. 349.
1957 *Eychlaodus*. – GLIKMAN, p. 116.

Type species: *Sphenodus longidens* AGASSIZ, 1843.

Composition: a list of nominal species referred to the genus is given in DUFFIN & WARD (1993: 58).

Sphenodus macer (QUENSTEDT, 1851)
Figs 3–12, 16B, 17B, 18C; Pl. 1

*1851 *Oxyrhina macer* QUENSTEDT. – QUENSTEDT, p. 172, pl. 13, fig. 18.
1858 (*Sphenodus*). – QUENSTEDT, p. 662, pl. 81, fig. 36.
pars 1858 *Oxyrhina macer*. – QUENSTEDT, p. 783, pl. 96, figs 45–46; non p. 810.
1865 *Sphenodus macer*. – QUENSTEDT, p. 211, pl. 15, fig. 18.
1882 *Sphenodus macer*. – QUENSTEDT, p. 271, pl. 20, figs 39–40.
pars 1889 *Orthacodus longidens* (AGASSIZ). – WOODWARD, p. 349–350.
1895 *Sphenodus* (*Orthacodus*) *longidens* AGASSIZ. – EASTMAN, p. 190.
1920 *Orthacodus macer* QU. – MUSPER, p. 36.
pars 1960 *Orthacodus nitidus* WAGN. – DE BEAUMONT, p. 21, figs 19, 21; pl. 2, figs 15–25; pl. 3, figs 9–13; non pp. 11–17, figs 7–15, pl. 2, fig. 26.
1995 „*Sphenodus*“. – DIETL et al., p. 111, 116.
1998 *Sphenodus*. – DIETL, pp. 18–20, fig. 5 top.
1999 *Sphenodus*. – DIETL & SCHWEIGERT, pp. 12–13, fig. 8.
1999 *Sphenodus macer* QUENSTEDT 1852. – LEIDNER & THIES, pp. 34, fig. 1E.

Lectotype: When erecting the new species *Oxyrhina macer* in 1851, QUENSTEDT described several teeth from the „Weißjura ε“ of Schnaitheim and figured one specimen. Since most of the fossils described and figured by QUENSTEDT are housed in the collection of the University of Tübingen, it seemed likely that the type material of *S. macer* should also be held there. No tooth labelled or identified as the original of QUENSTEDT's figure could be found in the Tübingen collections, however. One of the specimens figured by DE BEAUMONT (1960, pl. 2, fig. 16) looks very similar to that in QUENSTEDT's figure, comes from the same locality and horizon as the remaining type material and is housed in Tübingen. The only differences between the specimen and the figure are in lateral view (see QUENSTEDT 1851, pl. 13, fig. 18c, and DE BEAUMONT 1960, pl. 2, fig. 16m). It is very likely that these differences are due to inaccuracies in the diagram. Such inaccuracies are also present in the shape of the root when one compares figures 18a and b in QUENSTEDT (1851, pl. 13). Consequently this tooth (GPIT 1205/15; Fig. 11) is herein designated the lectotype of *S. macer*.

Type locality: Schnaitheim, Baden-Württemberg, southern Germany (Fig. 1).

Type horizon and age: Brenztal-Trümmerkalk (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone (Fig. 2); SCHWEIGERT & ZEISS 1994, fig. 18).

Occurrence (isolated teeth): Reichenbach (SMNS 50967/2) – Malm α (Middle Oxfordian, Transversarium Zone; see DUFFIN 1993a); Böllat near Balingen (SMNS 80465; see also QUENSTEDT 1858, pl. 81, fig. 36); Hörnle near Balingen (SMNS 50335) and Tieringen (SMNS 54711) – Malm α (Late Oxfordian); Salmendingen (SMNS 80464/1) – Malm γ (Early Kimmeridgian). In the Nusplingen Plattenkalk no isolated teeth have been found.

Range: Middle Oxfordian to Late Kimmeridgian.

Articulated specimen, SMNS 80142/44 (Figs 3–10; Pl. 1).

Locality: Egesheim, quarry on Westerberg.

Horizon: Nusplingen Plattenkalk, Pk 3, 80 cm from the top of the bed. Pk 3 corresponds with „Schicht L“ of ALDINGER (1930) in the Nusplingen quarry (DIETL et al. 1998).

Age: Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone.

Differential diagnosis, based on teeth. – Smallest of the three late Jurassic species, with a tooth height of up to 18 mm at the central cusp. Root wide throughout the dentition with tooth height to length ratios ranging from 0,9 to 1,3, except in extreme posterolateral teeth, which are very low-crowned and lack a central cusp. Central cusp is nearly upright in mesial teeth, slightly inclined distally in laterals and in most teeth of the upper jaw. Central cusp with identical cutting edges on both sides. Up to two low lateral cusplets may be developed on the distal lateral blade, particularly in posterolateral teeth. The upper dentition has a very small „eye“ tooth with two lateral cusplets on each side located in row 3 or 4.

The teeth of *S. macer* differ from *S. nitidus* and *S. longidens* by their smaller size, the lesser degree of distal inclination of the cusp, the missing or very slight torsion of the cusp, the absence of teeth with very narrow roots, and from *S. nitidus* by the symmetrical development of the cutting edges of the cusp.

Description

Skeleton SMNS 80142/44 from Egesheim (Figs 3–10; Pl. 1). – The specimen comprises a complete fish which has been prepared mechanically; chemical preparation is precluded by the siliceous cement. The most complete view is that from the bottom of the bed, exposing the skeleton in ventral view (Figs 3, 4). The skull has also been prepared from the dorsal side (Fig. 7).

The maximum length of the specimen is 760 mm as measured along the length of the vertebral column. The specimen preserves parts of the dentition, Meckelian cartilages, neurocranium, branchial skeleton, pectoral girdle and associated fins, vertebral column, pelvic fins, anal fin, parts of the caudal fin and large areas of skin with articulated scales. Some slight distortion with anteroposterior shortening, especially in the skull region, has taken place as the soft sediment, with the shark included, underwent post-depositional settling and downslope gravitational gliding towards the centre of the basin. Few details of individual cartilages can be made out owing to the difficulties in distinguishing cartilage from matrix during mechanical preparation. The specimen is useful, however, in providing a body outline from which a reconstruction can be made, and also a minimally disarticulated dentition in which upper and lower teeth can be distinguished.

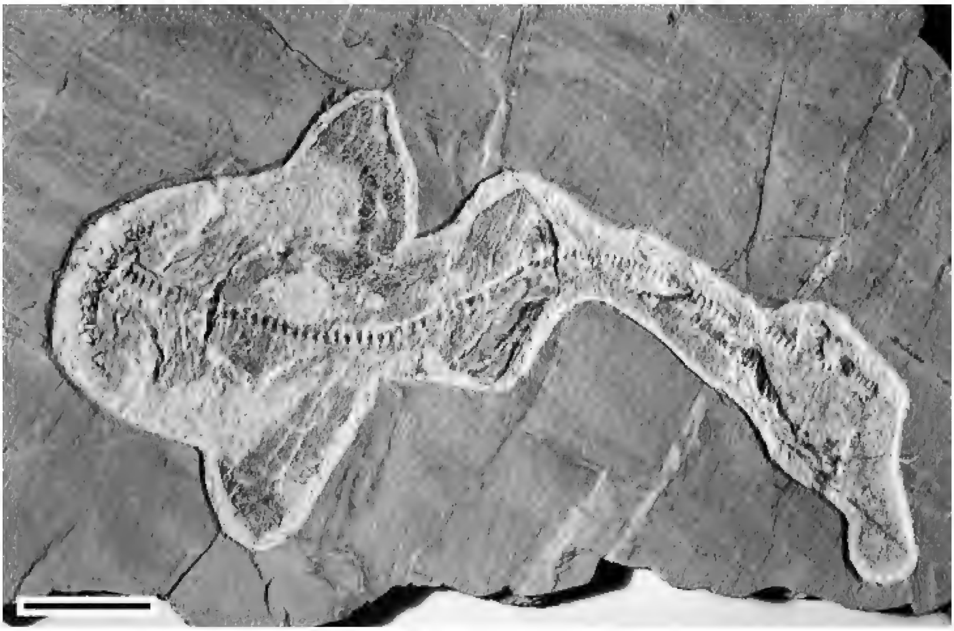


Fig. 3. *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), whole specimen. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim. SMNS 80142/44. Scale 10 cm.

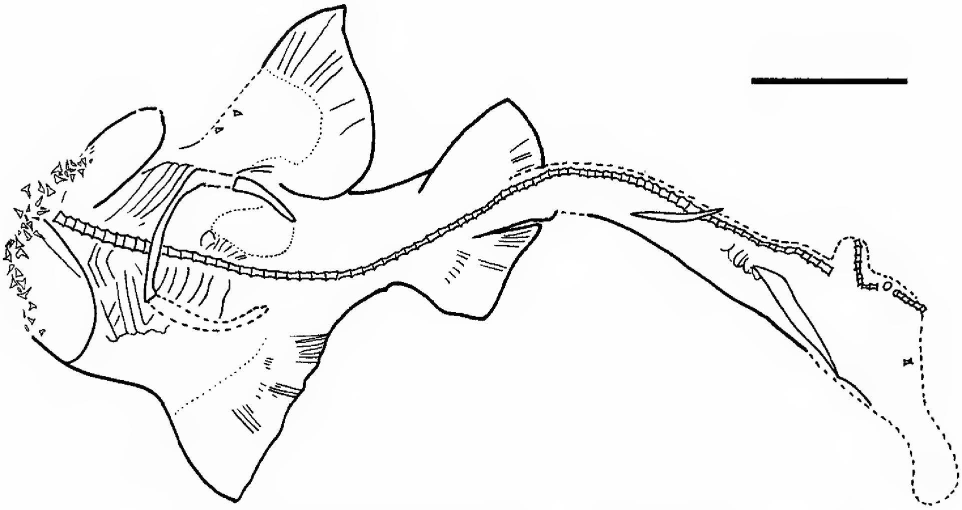


Fig. 4. *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), line drawing of whole specimen. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim. SMNS 80142/44. Scale 10 cm.

Skeleton. – The vertebral column is laterally flexed into an S-shape. The first anterior vertebra is located only 5 mm behind parts of the dentition, indicating the foreshortening that has taken place in this region. The first anterior vertebra is of simple asterospondylous design, measuring 7 mm long (anteroposteriorly) and 10 mm high (dorsoventrally). The vertebral column is fully articulated for a length of some 570 mm; some disarticulation is then present in the region of the caudal peduncle. An exact vertebral count is impossible to make since many of the posterior centra are difficult to discern. An estimate based upon counted vertebrae, topographic features and extrapolation is that a fully articulated length of 76 centra is succeeded by at least a further 31 centra, giving an overall maximum number of 107. The dimensions of the most caudal vertebral centra are 4 mm long and 5 mm wide. Paired longitudinal ridges due to secondary calcifications are present on the walls of the centra, but the type of calcification cannot be discerned. Topographic changes beneath the skin in the region of the anal fin suggests that some neural and haemal spines may be preserved in that region, but details are lacking.

It is not possible to make out the outline of the caudal fin although the resistant ridge of shagreen-covered material behind the anal fin probably represents the ventral margin of its leading edge. A rounded terminal lobe is implied by the distribution of scales posteriorly. An estimate for caudal fin length is about 230 mm from the caudal peduncle.

The anal fin is represented by a 55 mm long scale-covered ridge extending from around vertebral centrum 52 to 61 and now lying oblique to the vertebral axis.

The form of the pelvic fins is much more clearly visible. They are roughly triangular in outline with a long, powerful posterior lobe. The pelvic fin length is approximately 100 mm on the basis of the right pelvic fin and the fin apex projects some 65 mm from the vertebral column. The fin is covered by a beautifully preserved layer of skin with fully articulated scales. Differential compaction has given rise to topographic changes in the skin surface revealing the positions of some of the pelvic fin radials beneath, although details are lacking. The skin is folded in places. No further details of the pelvic fin skeleton are available. Pelvic clasper cartilages are lacking so the specimen must be a female.

Parts of the skin of the ventral and ventrolateral surfaces of the body wall are present just behind and just in front of the pelvic fin region. Areas where the skin has been lost shows patches of white material with longitudinal striations which may be representations of the myotomic musculature.

Both skin-covered pectoral fins are preserved in outline, that on the left side being the clearest and least distorted. The maximum length of the fin is estimated to be 115 mm, and the width from the free inner margin to the apex is 130 mm. The fin itself is roughly triangular in ventral view with the apex angled slightly posteriorly. Again, folds in the skin are clearly discernible and differential compaction over the underlying cartilages has given some indication of the distribution of the radials. The pectoral girdle can be clearly identified crossing the vertebral column at centrum 11. The girdle is 55 mm long and gives way to the curved distal parts of the fin skeleton. Details of individual cartilages are lacking, but the length of the arched cartilages is around 85 mm. A considerable amount of ventral body surface skin is preserved in this region.

As the skeleton is exposed in ventral view nothing can be said about dorsal fins although fin spines are probably absent. X-ray photography of the specimen yielded no further useful information.

The body is around 125 mm wide in the branchial region (Fig. 5). Much skin is preserved here, including parts of the gill slits (Fig. 6), but again, topographic changes due to differential compaction are the only source of information for the branchial cartilages. Individual cartilage outlines are difficult to discern, but the impression was gained that at least 5 branchial clefts are present.

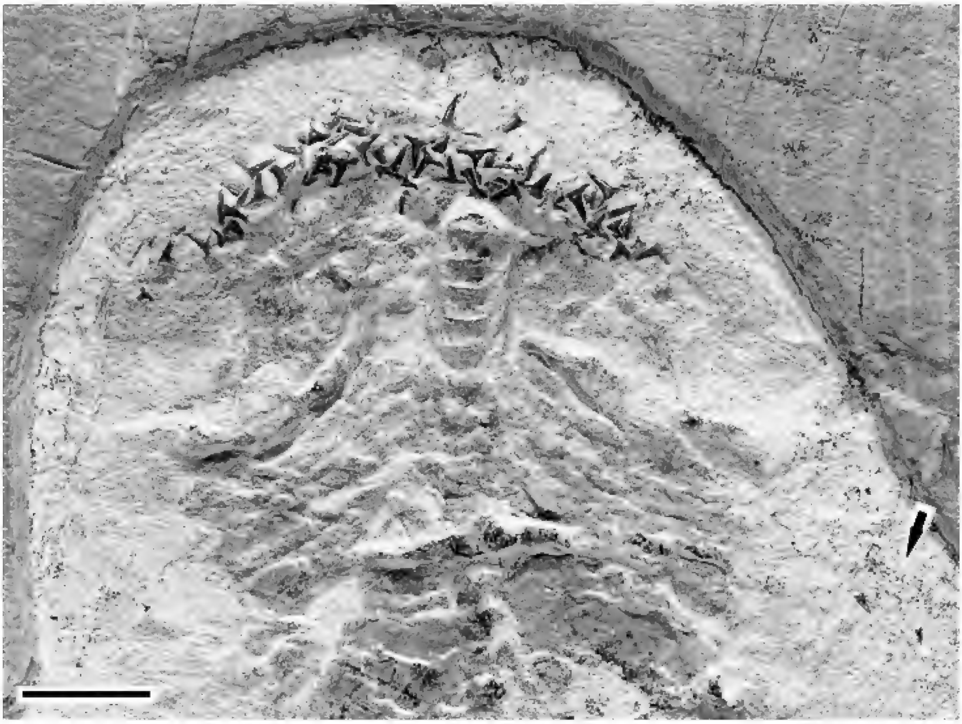


Fig. 5. *Sphenodus macer* (Quenstedt), cranial and branchial regions. Arrow points at two isolated tooth cusps. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim. SMNS 80142/44. Scale 2 cm.

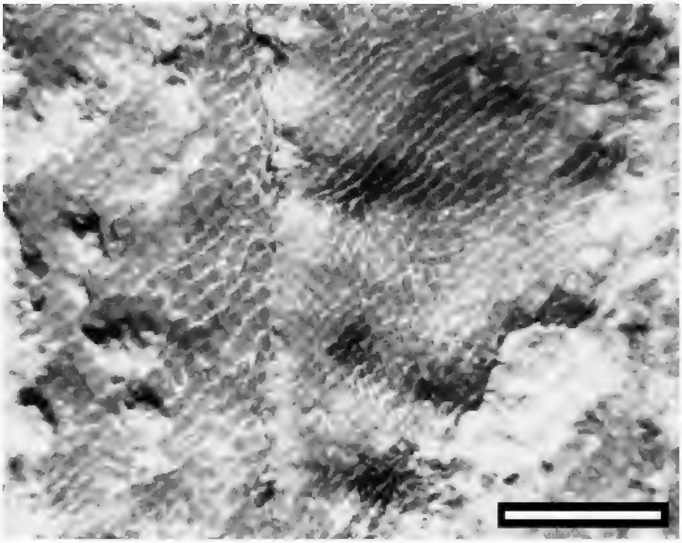


Fig. 6. *Sphenodus macer* (Quenstedt), squamation along a gill slit with smaller placoid scales in front (right) and larger scales behind the slit. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim. SMNS 80142/44. Scale 2 mm.

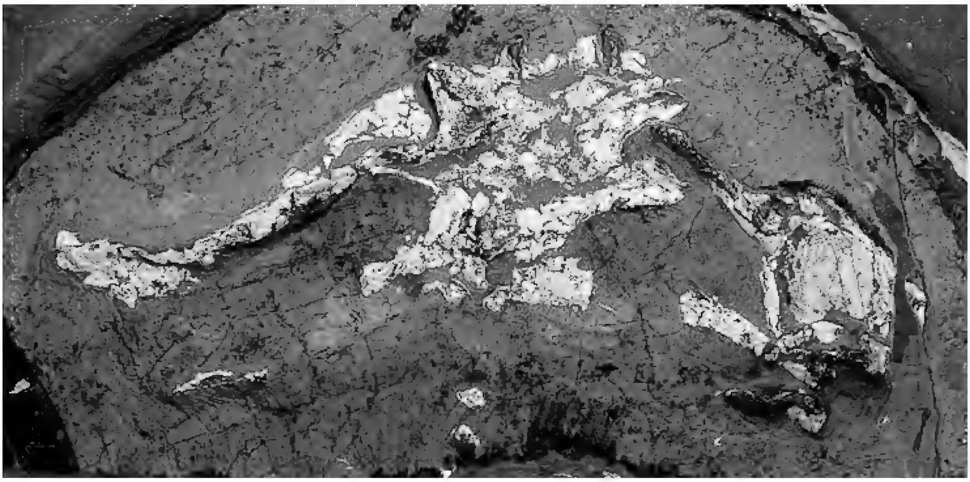


Fig. 7. *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), dorsal part of the neurocranium and jaws as exposed in SMNS 80142/44. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim. Under ultraviolet light. For details see Fig. 8.

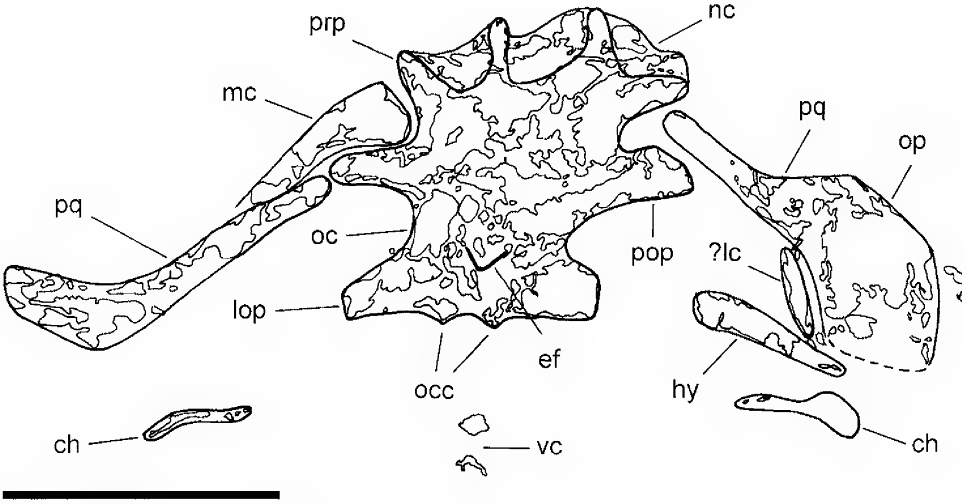


Fig. 8. *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), line drawing of dorsal part of the neurocranium and jaws. Interpretation of fig. 7. Scale 5 cm (ch = ceratohyal; ef = endolymphatic fossa; hy = hyomandibula; lc = labial cartilage; lop = lateral otic process; mc = Meckelian cartilage (lower jaw); nc = nasal capsule; oc = otic capsule; occ = occipital condyle; op = otic process of the palatoquadrate; pop = postorbital process; pq = palatoquadrate (upper jaw); prp = preorbital process; vc = vertebral column).

The Meckelian cartilages forming the lower jaws are somewhat splayed laterally giving an overall width in this region of the body of 182 mm (a figure enhanced by compaction). No detailed structure of the Meckelian cartilages is visible.

Since the first anterior vertebral centrum is now positioned just behind the Meckelian symphysis, it is assumed that anteroposterior shortening in the skull region must be largely due to disarticulation of the vertebra from the occipital cotylus of the neurocranium. The skull as a whole has been moved posteriorly over the dorsal surface of the anterior vertebrae for a distance of around 25 mm.

The neurocranium has been mechanically prepared from the dorsal side, although few details are available (Figs 7–8). Its length is 65 mm, which is the same as the greatest width through the prominent postorbital processes. These are well developed and situated in the middle of the length of the neurocranium. Thus, the otico-occipital region comprises nearly half the skull length. In the posterior region of the otic capsules lateral otic processes are well developed giving the neurocranium a broad straight posterior margin. Two small occipital condyles seem to be present. The orbital and ethmoidal regions are wider than the postorbital part. Preorbital processes are well developed. The exact extension of the nasal capsules is not discernible. A broad, rounded precerebral fontanelle is developed between the nasal capsules. On the dorsal side of the neurocranium the V-shaped posterior border of the endolymphatic fossa is preserved but no more details are discernible.

The long cartilaginous strip on the left side could be part of the left palatoquadrate. At its mesial end it overlays the symphyseal part of the Meckelian cartilage.

On the right side, the main cartilage strip is here interpreted as the right palatoquadrate exposed in inner lateral view. There is a long, slender anterior ramus with no process for articulation with the preorbital process on the neurocranium. The bulk of the palatoquadrate is blade-like and expanded to form a significant otic process. The maximum length of the cartilage is 65 mm and the height of the otic process is 28 mm.

The kind of articulation of the palatoquadrate with the neurocranium is difficult to determine because of the poor preservation. The presence of an „eye“ tooth in the upper dentition, convergent with lamniforms, suggests that the inner face of the palatoquadrate in *Sphenodus* is divided into two tooth-bearing pockets separated by a cartilaginous bar, over which the reduced tooth was situated.

At the distal end of the palatoquadrate there are two cartilages; the cartilage directed towards the right otic process is the hyomandibula, while the cartilage lying parallel to the palatoquadrate could be a labial cartilage. Behind both palatoquadrates there are two sinuous cartilages which might be parts of the ceratohyals.

Dentition. – The dentition is clearly displayed and little disarticulated (Fig. 5; Pl. 1). The orientations of the teeth, most of which are exposed in labial view, make it possible to identify whether most individuals come from the upper or lower dentition. The position of the symphysis can be judged from the orientation of the Meckelian cartilages. 14 teeth are exposed from the left lower dentition, 11 from the left upper, 11 from the right upper and 17 from the right lower jaw, making it possible to reconstruct the dentition (Fig. 9). Some of the teeth are partially obscured by matrix making it difficult to be confident which teeth belong to the same tooth row. There are also several incompletely developed replacement teeth.

There is no obvious difference between upper and lower teeth apart from the reduced „eye“ tooth in row 3 or 4. This slightly asymmetrical tooth is around 2.8 mm long and 3.0 mm high. The upright central cusp has well defined cutting edges and no ornamentation. The root is relatively deep (30 % of the total tooth height) and projects linguad. One or two lateral cusplets, the bigger one 20 % of the height of the central cusp, are developed on both sides. Further details are not available because of difficulties encountered during the preparation of these tiny objects.

By contrast, upper and lower teeth in rows 1 to 4 measure up to 8.7 mm high with

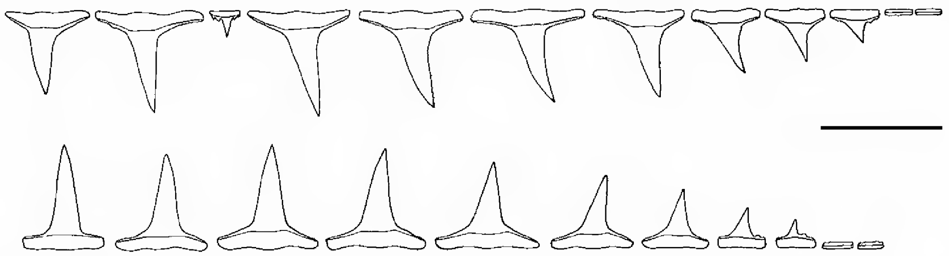


Fig. 9. *Sphenodus macer* (Quenstedt), reconstructed dentition, based on SMNS 80142/44. Scale 1 cm.

a tooth height to base length ratio of 1.3 at the symphysis, diminishing to 1.0 in anterolateral teeth and 0.8 in lateral teeth. The unornamented central cusp is sharply pointed, has well developed cutting edges and is vertical in the lower jaw, and slightly inclined distally in the upper jaw. The root is relatively shallow (around 15 % of the total tooth height) and projects lingually. Vascular foramina enter the labial face of the root at a steep angle giving rise to a series of vertical pillars of root tissue along the baso-labial border. The teeth are slightly asymmetrical. An enamelled extension of the crown covers the lateral blades of the root mesially and distally. A number of very low incipient lateral cusplets is developed on the occlusal crest of some teeth.

Posterolateral teeth (around row 9) are much lower crowned, typically being 3 mm high and 4 mm long (tooth height to length ratio around 0.7). The unornamented central cusp is inclined distally and has a fairly wide base. The root is moderately deep (25 % to 30 % of total tooth height). Incipient lateral cusplets are developed distally.

Extreme posterolateral teeth are very low-crowned (0.5 mm high) and elongate mesiodistally (2.5 mm long). The root accounts for around 50 % of the total tooth height. There is no central cusp. The crown is ornamented by moderately coarse, non-branching vertical ridges which arise from the crown/root junction and attain the occlusal crest. The occlusal crest is itself developed into a linear cutting ridge. The structure of the extreme posterolateral teeth strongly recalls that in hexanchiforms (see, for example, Herman et al. 1987).

In addition to the teeth of the dental arcade there are three more cusps with their roots missing in other parts of the body. Two are lying near the base of the frontal edge of the left pectoral fin (Fig. 5), and one cusp apex is located in the area of the caudal fin.

Squamation. – The ventral body side of the shark is densely covered by scales with a rhomboid, slightly rounded, smooth crown. Only a few very short longitudinal ridges may be developed on the anterior shoulder of the crown (Fig. 10e). No differences in scale morphology could be found between the head, pectoral, pelvic, anal or caudal regions. Even the leading edges of the fins are covered with the same type of scales. Scale size appears to be the only variable feature, typical crown widths being 0.6 mm at the anterior margin of the pectoral fin, 0.4 mm at the posterior margin, 0.3 mm posterior to a gill slit, and 0.2 mm anterior to it (Fig. 6). The scale crowns show marks of abrasion.

The scales of the dorsal body surface, lying scattered round the skeleton, are different (Fig. 10a-d). Along the whole fish from the head to the end of the caudal fin

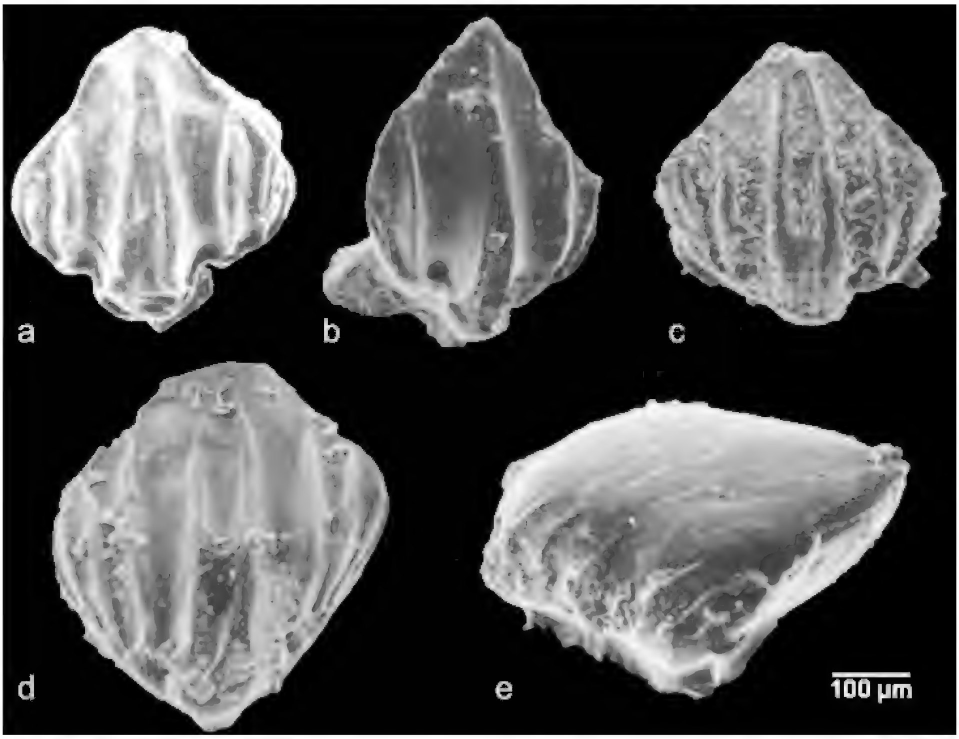


Fig. 10. Scales of *Sphenodus macer* (Quenstedt). a. scale from the mouth region; b. scale from the region of the pectoral fins; c. scale from the anal fin region; d. scale from the caudal fin region; e. scale from the ventral side of the skull in lateral view. Figures a-d are scales of the dorsal side found scattered round the skeleton. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim. SMNS 80142/44.

isolated scales have a spatulate, rhomboid crown with a posteriorly directed apex. The crown possesses a central keel with two longitudinal ridges, which may unite near the apex. Lateral to the central keel one or, more commonly, two nearly straight longitudinal ridges are developed on both sides. A third, short, outer ridge may be developed, particularly on scales from the caudal fin region (Fig. 10d). The central keel and the lateral ridges are separated by indentations at the crown shoulder (Duffin & Ward 1993; = notches in the anterior margin, Thies 1995), where a horizontal ridge is developed (Leidner & Thies 1999; for more details see Leidner (submitted)). The width of the scale crowns varies between 0.3 and 0.4 mm.

Isolated teeth from Schnaitheim. – The teeth measure up to 18 mm high (Musper 1920: 36). The specimen designated herein as the lectotype of *S. macer* is 12.4 mm high, with a 10.1 mm wide root and height:width ratio of 1.23 (Fig. 11). Although this specimen is one of the best preserved in the collection, its root is somewhat worn, making the tooth height:width ratio artificially high. Most teeth from the type locality have roots which have been subject to considerable post-mortem wear during transportation with coarse sediment. As a result, height:width ratios are not available for any other specimens.

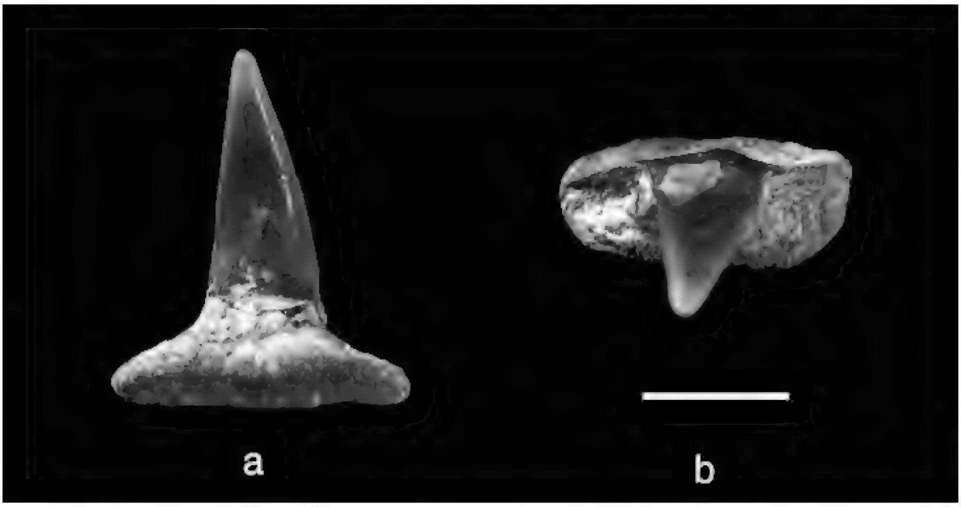


Fig. 11. *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), lectotype. a. lingual view; b. occlusal view. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Brenztal-Trümmerkalk, Schnaitheim. GPIT 1205/15. Scale 5 mm.

The central cusp is slightly inclined lingually and in labial view most cusps are upright, although a few show some distal inclination. The labial face of the central cusp is usually quite flat whereas the lingual face is strongly vaulted. The two lateral cutting edges reach the central cusp base close to the labial border, and then form prominent extensions or lateral blades overlying the root surface mesially and distally. These lateral blades have an angular junction with the central cusp base in labial view. Lateral cusplets are absent in such teeth. The central cusp shows slight torsion in some lateral teeth.

Discussion. – SCHWEIZER (1964, fig. 8) used the holotype of *S. nitidus* from Solnhofen (Fig. 13) and isolated teeth from Nusplingen to reconstruct the dentition of *S. macer*. Very high, slender recurved cusps with a sigmoid shape in lateral view were judged to be present in the first four lower tooth rows and rows 1 to 3 and 5 to 6 in the upper dentition (counting distally from the symphysis). Such high, slender cusps are lacking in the exposed dentition of SMNS 80142/44 and in the teeth from Schnaitheim. Furthermore, the high, slender-cusped teeth shown in the holotype of *S. nitidus* and isolated teeth from the Nusplingen Plattenkalk have a relatively short (mesiodistally) root (Pl. 2, figs 1–3). The tooth height to tooth length ratio in these specimens varies from 2.62 to 1.42. By contrast, the ratio varies from 0.9 to 1.3 in the teeth described above. Therefore, the Egesheim skeleton and the teeth of *S. macer* from Schnaitheim can not be conspecific with the holotype of *S. nitidus* and the isolated teeth from the Nusplingen Plattenkalk as supposed by SCHWEIZER (1964).

The morphology of the teeth from the articulated Egesheim specimen is identical to that of *S. macer* specimens from Schnaitheim. The teeth are obviously conspecific and can be clearly distinguished from those of *S. nitidus* (see discussion under *S. nitidus*; Tab. 1). The main difference between the teeth of *S. macer* and *S. longidens,* the type species of *Sphenodus,* is size; teeth of *S. longidens* have a central cusp which is generally greater than 20 mm high on the basis of around 110 specimens from the

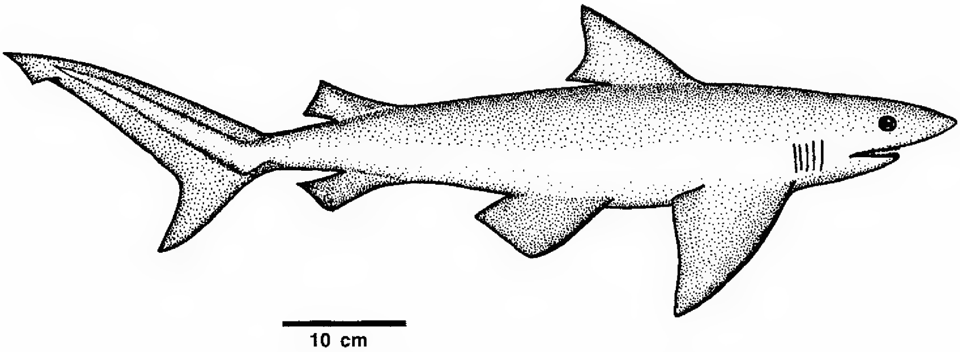


Fig. 12. Reconstruction of the body outline of *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), based on SMNS 80142/44.

Middle and Late Jurassic collections in the SMNS, whereas the entire tooth, root included, does not exceed 18 mm in height in *S. macer*. Smaller teeth of *S. longidens* are very rare and are distinguished by their more blade-like, transparent cutting edges. In both *S. longidens* and *S. nitidus* the labial face of the cusp is more strongly vaulted. Teeth with a narrow root and a height:width ratio of around 2.5 as in tooth type 1 of *S. nitidus* and *S. longidens* (see below) are unknown in *S. macer*. The tilt to the rear in lateral teeth of *S. macer* is less than in the two other species. Therefore there were obviously two species of *Sphenodus, S. macer* and *S. nitidus,* occurring in the Nusplingen Basin.

Since the original description of *Lamna* (*Sphenodus*) *longidens* by AGASSIZ in 1843, the genus has been allied with either the Lamnidae or the Hybodontidae (JAEKEL 1898 and others). A relationship with the hexanchids was first proposed by BLOT (1969). The close association of the Synechodontiformes (including Orthacodontidae and Palaeospinacidae) and the Hexanchiformes within the Squalomorphii was suggested by analysis of dental characters by DUFFIN & WARD (1993). This relationship is confirmed by LEIDNER & THIES (1999) on the basis of scale morphology.

The Egesheim specimen gives further information in this respect. The neurocranium is of general squalomorph appearance, as shown by the well-marked precerebral fossa, moderately developed nasal capsules, the relatively long otic region, and the prominent postorbital processes (COMPAGNO 1973, CAPPETTA 1987). The squamation of the dorsal side is quite similar to certain scale types of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER) (REIF 1973, fig. 7e-k; DUFFIN 1993b, pl. 3, fig. c) and *Synechodus nitidus* WOODWARD (WOODWARD 1911, pl. 46, fig. 3d) as well as to some other palaeospinacids (DUFFIN & WARD 1993). The neurocranium therefore supports the association of *Sphenodus* with the Squalomorphii, and details of the squamation confirms close relationship to the Palaeospinacidae.

The complete, articulated nature of SMNS 80142/44 permits an initial reconstruction of the living shark (Fig. 12). Body proportions as presented on the specimen have been strictly adhered to, and two dorsal fins have been reconstructed in accordance with DUFFIN & WARD's (1993) suggestion that the genus belongs in the Synechodontiformes; the dorsal fins are not visible on SMNS 80142/44, but *Synechodus* clearly possesses two dorsal fins, supported by fin spines in some species. If CAPPETta (1987) is correct and *Sphenodus* belongs to the Hexanchoidei then it may have possessed only a single non-spinate dorsal fin.

The total length of the living animal might have been about 85 cm. The fact that some isolated teeth of *S. macer* from Schnaitheim are around twice the height of those in the dentition of SMNS 80142/44, suggests that the articulated skeleton is not from a fully grown individual. The three cusps in the pectoral and caudal fin regions could be teeth of a male broken off during courtship as part of the mating behaviour (Wourms 1977: 394), so the specimen probably was sexually mature.

Sphenodus nitidus Wagner, 1862

Figs 13, 14, 15, 16A, 17A, 18B; Pl. 2

1854 *Oxyrhina macer* Qu. – Fraas, p. 74.
1855 *Oxyrhina macer*. – Fraas, p. 98.
1855 *Oxyrhina longidens* Qu. – Fraas, p. 98.
pars 1858 *Oxyrhina macer*. – Quenstedt, p. 810; non p. 783, pl. 96, figs 45–46.
pars 1858 *Oxyrhina longidens*. – Quenstedt, p. 810; non p. 589.
*1862 *Sphenodus nitidus* Wagn. – Wagner, pp. 290–291, pl. 4, fig. 4.
1889 *Orthacodus nitidus* A. Wagner. – Woodward, p. 350.
1920 *Orthacodus nitidus* Wagn. – Musper, p. 36.
1929 *Orthacodus* (*Sphenodus*) *nitidus* Wag. – Osswald, p. 505.
pars 1960 *Orthacodus nitidus* Wagn. – de Beaumont, p. 11–17, figs 7–15, pl. 2, fig. 26; non p. 21, figs 19, 21, pl. 2, figs 15–25, pl. 3, figs 9–13.
pars 1964 *Sphenodus macer* (Quenst.). – Schweizer, pp. 83–89, figs 8–10, pl. 9, figs 1–20.
1973 *Orthacodus nitidus*. – Compagno, p. 55.
1985 *Sphenodus macer*. – Maisey, pp. 15–16.
1987 *Sphenodus nitidus* Wagner 1862. – Cappetta, p. 50.

Holotype: A partial skeleton comprising the dentition and some cranial and postcranial cartilages (Fig. 13); BSPGM (Munich) no. AS VII 647.

Type locality: Solnhofen, Bavaria, southern Germany (Fig. 1).

Type horizon and age: Solnhofen Plattenkalk (Early Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianus Subzone; Fig. 2).

Occurrence: Stuifen near Waldstetten (SMNS 80455/1), Malm α (according to collector's label accompanying the specimen) but more probably Malm β (see Duffin 1993a) (Late Oxfordian, Planula Zone); Unter-Digisheim (SMNS 52101/1), Malm γ (Early Kimmeridgian); Bossler, 11 km SE of Kirchheim unter Teck (SMNS 50365), Malm δ (Early Kimmeridgian, Mutabilis Zone); Friedingen (SMNS 51891), Malm ζ (Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone); Egesheim (SMNS 80142/1–10, 12, 44, 80143/1–5, 80430/4–5), Nusplingen, Westerberg (SMNS 80144/4–20, 80431/28–43, 80440/1–6, /13, /36, /38, /39, 86214/2–3, /10–13; the numbers 6217–6224 used by Schweizer (1964) are catalogue numbers of the private collection of O. Fraas; their SMNS catalogue numbers are 3695/1–7; 6224 is a *S. longidens* tooth not from the Nusplingen Plattenkalk; further 17 teeth are mentioned by Schweizer 1964), Nusplingen, Großer Kirchbühl (SMNS 80456), Nusplingen Plattenkalk (Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone). The species is missing from the rich Brenztal-Trümmerkalk fauna, as has already been pointed out by Musper (1920).

Range: Late Oxfordian to Early Tithonian.

Differential diagnosis. – Teeth of medium size measuring up to 22.4 mm high. The dentition shows monognathic and slight dignathic heterodonty. Symphyseal teeth have a very narrow root with tooth height to length ratio around 2.4, a central cusp which is upright in labial view and armed with two sharp cutting edges. The succeeding anterior teeth have a wider root, and tooth height to length ratios from 2.2 in mesial to 1.4 in more distal locations. The central cusp is inclined distally from 4° to 21° to the vertical. It has a very sharp mesial cutting edge, the distal cutting edge is developed at the tip of the cusp only. The central cusp shows strong torsion

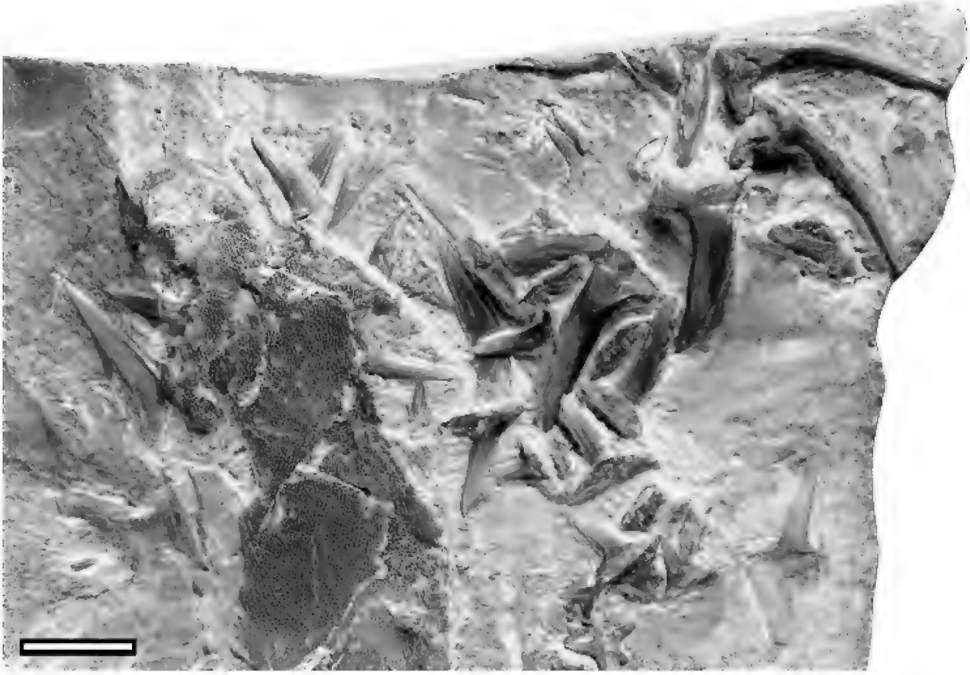


Fig. 13. *Sphenodus nitidus* WAGNER, teeth of the holotype. Early Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianus Subzone, Solnhofen Plattenkalk, Solnhofen. BSPGM AS VII 647. Scale 1 cm.

around the longitudinal axis such that the mesial, sharp cutting edge is directed labially. Lateral teeth lack torsion of the central cusp, but show similar cutting edge features. Their central cusp is inclined distally from 5° to 35° to the vertical. Teeth from the upper jaw have a generally more inclined central cusp than those from the lower jaw. Extreme posterolateral teeth are very low-crowned, lacking a true cusp but having a linear cutting ridge instead.

The teeth of *S. nitidus* differ from those of *S. macer* in their greater height, narrower root in the anteriors, peculiar differences in the two cutting edges of the central cusp, and the strong torsion of the central cusp in the anteriors. Teeth of *S. longidens* differ from those of *S. nitidus* in their much greater height, the identical development of both cutting edges and torsion of the cusp in the opposite direction.

Description. – In most cases, the preservation of the teeth from Nusplingen is perfect. A few specimens consist of isolated roots bearing only the central cusp base, but there are no isolated cusps with the root detached. Many of the teeth from Nusplingen show antemortem damage to the very thin mesial cutting edge, with tiny splinters of enameloid missing (Fig. 16A; Pl. 2, fig. 2), or with the apex of the central cusp being lost (Pl. 2, fig. 3). Some features have already been described by SCHWEIZER (1964) and DE BEAUMONT (1960).

Four different morphotypes can be distinguished in the collection.

Morphotype 1 (n = 8) (Fig. 18B; Pl. 2, fig. 1)

Teeth of this type are symmetrical with a high, upright central cusp surmounting a very narrow root. The maximum height of the tooth is 22.4 mm. The tooth

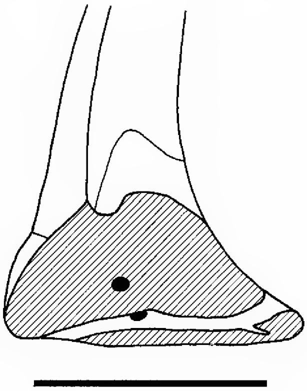


Fig. 14. *Sphenodus nitidus* Wagner, tooth morphotype 2; section through distal part of the root at the base of the cusp, showing one of the labiolingually running nutrient canals in longitudinal section, and in cross section a lower mesiodistally running canal and an upper canal directed toward the apex of the cusp. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Nusplingen, Großer Kirchbühl Basin. SMNS 80456. Scale 5 mm.

height:width ratio ranges between 2.35 and 2.62. The central cusp is inclined lingually and has a sigmoid shape in lateral view. The cutting edges are sharp, symmetrical and extended on low lateral blades over the mesial and distal surfaces of the crown. The lateral blades are quite feeble and accompanied by a groove on their lingual side, as in the other morphotypes (Fig. 14).

The root is roughly quadrilateral in outline. The straight lateral borders of the root diverge slightly labially. The labial margin of the root is convex and longer than the lingual border. The basal face of the root is virtually flat. Five to six vascular foramina perforate the upper face of the root close to its lingual margin. The vascular canals fed by the foraminae run through the root perpendicular to the lingual margin and parallel to the root base, opening in short grooves which lie in a shallow depression on the basal face close to the labial border (pseudo-polyaulacorhize vascularisation sensu Cappetta 1987: 13; see also Thies 1993: 730). Many roots also show a single foramen on each lateral margin of the root. This type of vascularisation is identical in all tooth positions (Fig. 14).

One root (SMNS 80142/2) shows bite marks produced by the cusp of the opposing tooth in the opposite jaw. Around 20 punctures are present in the root surface, labial of the lateral blade. The marks are up to 0.35 mm long. The long axis of each pit is aligned mesiodistally parallel to the labial border of the root.

Morphotype 2 (n = 18) (Figs 14, 15; Pl. 2, fig. 2)

This tooth type is slightly asymmetrical, with the high, slender central cusp inclined at about 4° to 18° distally and showing strong torsion along its length. The maximum tooth height is 22.2 mm and the tooth height:width ratio ranges from 1.65 to 2.23. In labial view, the central cusp shows a slight sigmoid flexure, but not as marked as suggested by Schweizer (1964, fig. 8). The cutting edges of the crown show some differentiation; the prominent mesial cutting edge is acute and well developed along the whole length of the central cusp, while the distal cutting edge is much less acute along the basal half of its length, rounded and less prominent in the

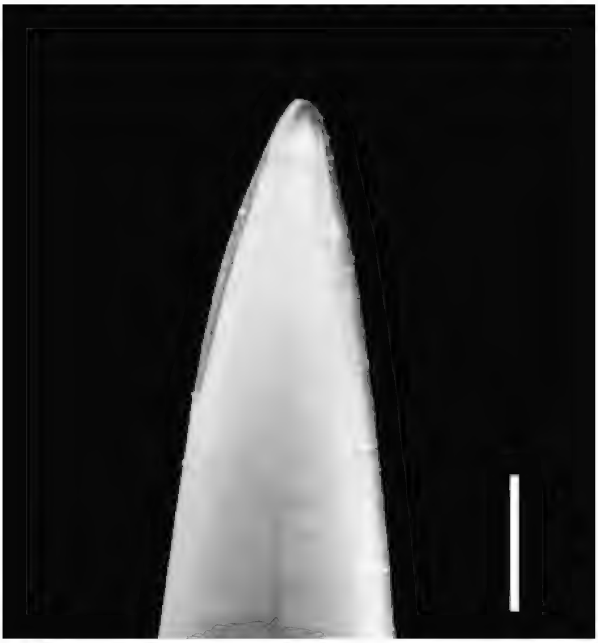


Fig. 15. *Sphenodus nitidus* WAGNER, tooth morphotype 2; apical 4 mm of the cusp to show the short distal (on the left) and the longer and sharper mesial cutting edges. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Nusplingen, layer G, 40 cm from the top. SMNS 80144/12. Scale 1 mm.

central portion of the cusp but very acute apically (Fig. 15). This feature is common to all specimens belonging to morphotypes 2, 3 and most teeth of type 4. It is not the product of differential wear during antemortem or postmortem abrasion.

The root is asymmetrical with the distal part longer than the mesial, and the labial margin of the distal lobe extended to form a hook-like basal protuberance. The cutting edge on the distal lateral blade follows a slightly sigmoid path to the disto-labial corner of the root surface. The distribution of vascular foraminae conforms to the condition in type 1 teeth, but the vascular canals (Fig. 14) run somewhat obliquely to the lingual border of the root.

Morphotype 3 (n = 23) (Fig. 16A; Pl. 2, fig. 3)

The central cusp in teeth of this morphotype is equivalent to that in type 2, but more strongly inclined distally (6° to 21° to the vertical). All teeth of this type show strong torsion of the cusp (Fig. 16A). The maximum height of the tooth is 19.2 mm and the tooth height:width ratio ranges from 1.42 to 1.61. This ratio reflects enlargement of the mesial lobe in the development of a more symmetrical root. The labial margin of the root is weakly M-shaped in labial view, a convex basal protuberance beneath the central cusp being flanked by a concavity on either side. The mesio-labial corner of the root is markedly pointed. Both mesio-labial and disto-labial corners are flexed basally, the condition being strongest in the latter. The cutting edges on the lateral blades run parallel to the labial border of the root, sometimes attaining the mesial and distal corners of the root surface (Fig. 16A). The distal blade occasionally shows the development of incipient lateral cusplets (e.g. SMNS 80144/8).

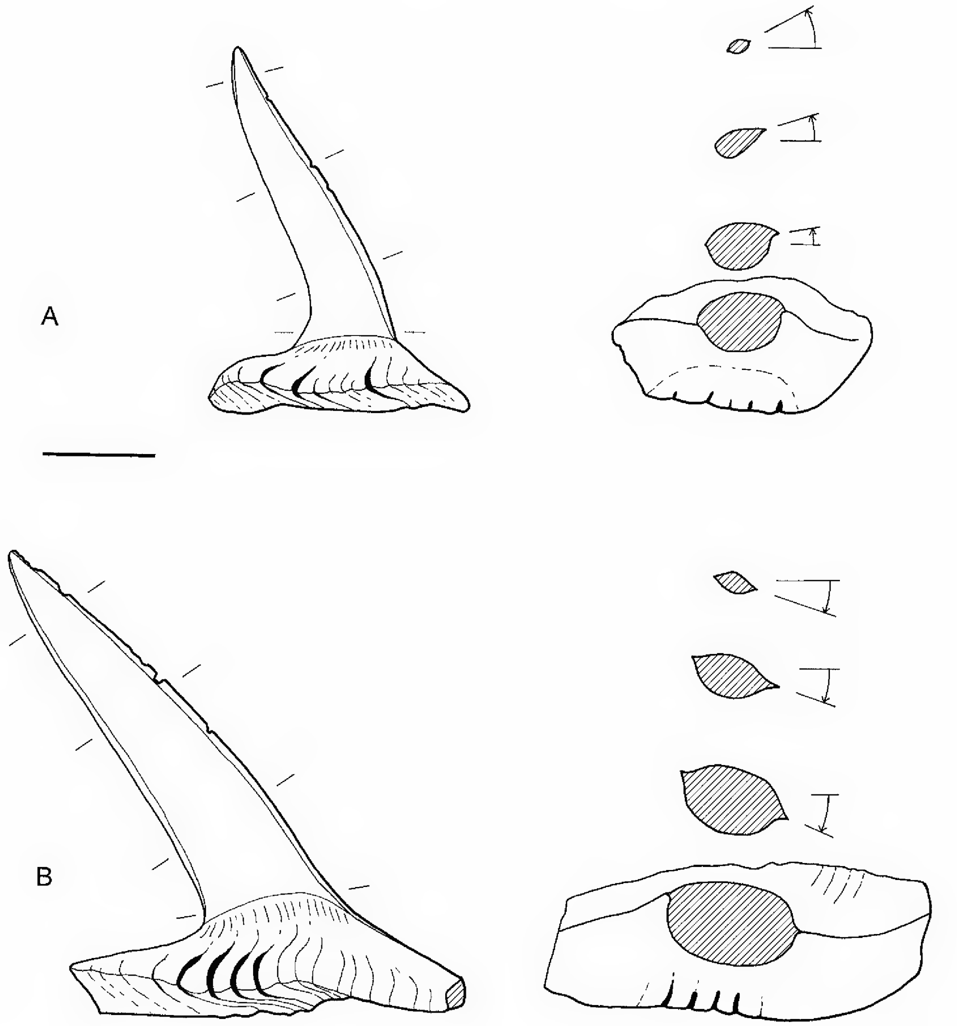


Fig. 16. Anterior teeth with four sections of the cusp each to show the different direction and degree of torsion. A. *Sphenodus nitidus* WAGNER, tooth morphotype 3, Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Nusplingen, layer D, 10 cm from the top, SMNS 80144/9; B. *Sphenodus longidens* AGASSIZ, Late Oxfordian, Malm β, Eningen. GPIT 0531/1. Scale 5 mm.

Morphotype 4 (n = 31) (Pl. 2, fig. 4)

Teeth belonging to this morphotype are the smallest in the collection; the tooth height ranges from 5.7 mm to 13.2 mm and the tooth height:width ration ranges from 0.93 to 1.34. The central cusp is inclined distally by between 5° and 35° from the vertical, and lacks torsion. It is less inclined lingually than in the other morphotypes. The difference in acuteness of the mesial and distal cutting edges of the crown is mostly as in type 2 and 3 teeth. A few of the smaller specimens show almost identical cutting edges on both sides, but even in these cases the mesial edge is the sharper of the two. Two very small lateral cusplets are developed on the distal side in one small tooth (SMNS 86214/14); one has a pointed apex, whilst the distal one is more rounded. The root length of this tooth is 6.0 mm. The cusp is broken off, but compared with other teeth of that size the tooth height might have been 5 mm. In the type specimen the biggest tooth with a cusplet on the distal side is 3 to 4 mm high (Schweizer 1964). The root is even more symmetrical than in type 3 teeth, and its basal face is almost flat. The vascular canals run somewhat obliquely to the lingual border in the bigger teeth, and more perpendicularly in the smaller ones.

Two specimens (SMNS 80142/1 and 80431/35) show bite marks on the distal part of their root from the cusp of an opposing tooth. The long axis of each pit is aligned mesiodistally in SMNS 80431/35, and somewhat oblique in SMNS 80142/1. The length of the pits is around 0.5 mm.

Discussion. – Since Wagner (1862) erected the species *S. nitidus* by describing a partial skeleton with dentition from the Solnhofen Lithographic Limestone (Fig. 13), this name has either been applied to the holotype (Woodward 1889; Musper 1920; Cappetta 1987), or synonymized with *S. macer* (de Beaumont 1960 = *S. nitidus*; Schweizer 1964 = *S. macer*). Examination of the type specimen of *S. nitidus* has shown that its teeth are identical in size and morphology to the isolated teeth recovered from the Nusplingen Plattenkalk. The Nusplingen and Solnhofen specimens are obviously conspecific. Teeth of *S. nitidus* are easily distinguished from those of both *S. longidens* and *S. macer*.

The main features distinguishing the teeth of *S. nitidus* from those of *S. macer* and *S. longidens* are the strong differences in the acuteness of the cutting edges on the cusp, and the stronger torsion along the length of the cusp in morphotypes 2 and 3 (Tab. 1). Also, the direction of torsion of the cusp is different. In a lower left anterior tooth, for example, the torsion in *S. nitidus* is anti-clockwise when viewed from above, whilst in *S. longidens* it is clockwise (Fig. 16). In *S. longidens* the central cusp is twisted at its base against the longitudinal axis of the root, but no further torsion is present along the length of the cusp. In *S. nitidus* the cusp is twisted to a lesser degree basally, but torsion is accentuated at its tip. The anti-clockwise and stronger torsion results in a more labial or frontal presentation of the mesial cutting edge in *S. nitidus* (Fig. 17). In the generally smaller teeth of *S. macer* the torsion is only very

Tab. 1. Main features distinguishing the three Late Jurassic species of *Sphenodus* and their stratigraphic range in southern Germany.

		Sphenodus macer	*Sphenodus nitidus*	*Sphenodus longidens*
Size		< 18 mm	< 22,4 mm	< 44 mm
Cutting edges of the cusp		on both sides	very sharp on mesial side only	sharp on both sides
Torsion of the cusp		no or very slight	stronger	strong
Direction of the mesial side		labiad	labiad	linguad
Stratigraphic range	Tithonian		┃	
	Kimmeridgian	┃	┃	┃
	Oxfordian	┃	┃	┃

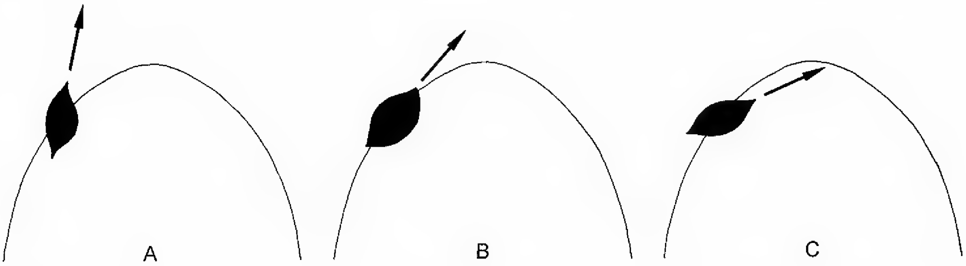


Fig. 17. Direction of the mesial cutting edge near the tip of the cusp of an anterior tooth in the three Late Jurassic species of *Sphenodus*. Jaw in occlusal view. A: *S. nitidus* WAGNER. B: *S. macer* (QUENSTEDT). C: *S. longidens* AGASSIZ. Not to scale.

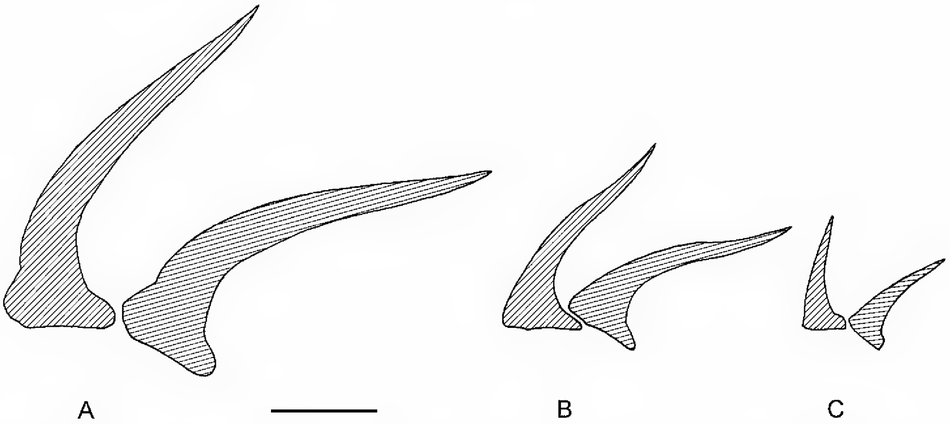


Fig. 18. Sectional views of two successive teeth: A. *Sphenodus longidens* AGASSIZ, symphyseal tooth, Late Oxfordian, Malm β, Braunenberg near Aalen, SMNS 86219; B. *Sphenodus nitidus* WAGNER, morphotype 1, Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Nusplingen, layer D, SMNS 80144/10; C. *Sphenodus macer* (QUENSTEDT), anterior tooth, Early Oxfordian, Malm α, Tieringen, SMNS 54711. Scale 5 mm.

slight in lateral teeth, most teeth show no torsion at all. Furthermore, the central cusps of morphotype 2, 3, and the bigger ones of morphotype 4 are somewhat sigmoid in *S. nitidus* (SCHWEIZER 1964, fig. 8), whereas in *S. longidens* and *S. macer* they are mostly straight, but lingually inclined. These characteristics make it possible to assign even most isolated cusps to a particular species of *Sphenodus* with some confidence.

Further differences are found in the root morphology, and in the shape of the lateral blades. In *S. macer* the lateral blades are more prominent, and have sharper cutting edges running closely parallel to the labial margin of the root (which is generally arched in occlusal view (Fig. 11b), not sigmoid as in morphotype 3 of *S. nitidus* (Pl. 2, fig. 3c)). In general, the roots are thinner lingually in *S. nitidus* than in the two other species. In *S. longidens* and *S. macer* the lingual edge of the root is stout, the labial edge is bevelled. This results in the somewhat contrasting ways in which the teeth follow one another within a single tooth row revolver (Fig. 18).

Only the teeth of morphotype 1 are difficult to distinguish from small symphyseal teeth of *S. longidens*. However, the teeth of *S. longidens* generally have a higher central cusp (up to 44 mm total height (SMNS 54713)). This was for WAGNER (1862) the main feature distinguishing *S. nitidus* from *S. longidens*. Since the teeth of morphotype 1 are of the same size as types 2 and 3 and no anterior or lateral teeth of *S. longidens* (teeth with two identical cutting edges on both sides) have been found together with those of *S. nitidus*, the teeth ascribed to morphotype 1 are believed to belong to *S. nitidus*. Furthermore, the collections of the SMNS contain no tooth of *S. longidens* which is younger than Early Kimmeridgian.

With regard to the positions of the tooth types on the jaws it is quite clear that the teeth of morphotype 4 are laterals. Those with a more distally inclined central cusp belong to the upper jaw, while the remainder are from the lower one. Very small posterior laterals lacking a cusp are known from the holotype (DE BEAUMONT 1960; SCHWEIZER 1964), but have not yet recorded from Nusplingen. Moving mesially from the dentition, the teeth of morphotype 3 formed one or two rows of distal anteriors, upper and lower teeth again being distinguished by the degree of distal inclination of the central cusp. Teeth of morphotype 2, because of the asymmetrical root, probably made up a single row of mesial anteriors located either on both jaws, or perhaps confined to the upper jaw. All of these teeth have distally inclined cusps; there are no teeth with a mesially inclined cusp since the sharp cutting edge is always on the convex side.

Morphotype 1 is the rarest tooth type (8 records compared with 18, 23 and 32 of types 2 to 4, respectively). Because of its very symmetrical morphology, especially in comparison with the other morphotypes (no torsion of the cusp, identical cutting edges, upright position), and its very narrow root, it could be a symphyseal tooth (sensu CAPPETTA 1987). This would be comparable to the situation in the lower jaw of hexanchoids or in the upper jaw of *Galeocerdo cuvier* (PERON & LE SUEUR), where a symmetrical symphyseal tooth is flanked by very asymmetrical anteriors (CAPPETTA 1987, figs 23 A, 22 D). Usually symphyseal teeth, if present at all, are smaller than anterior teeth, whereas in *S. nitidus* tooth types 1, 2 and 3 are of nearly identical size. Neither the holotype of *S. nitidus* nor the complete dentition of *S. macer* give any further clues, but the hexanchid *Welcommia bodeuri* CAPPETTA has a lower symphyseal tooth that is characterised by its great height, it is even higher than anterior teeth (CAPPETTA 1990). Thus, in accordance with this species, tooth morphotype 1 could be the symphyseal tooth of the lower dentition. This would also explain why teeth of this type are so rare in the collection.

An additional feature distinguishes teeth of *S. nitidus* from those of *S. longidens*. In *S. nitidus* out of a collection of nearly 100 teeth only two specimens consist of isolated roots bearing the central cusp base; there are no isolated central cusps with the root detached. Even in the 8 specimens of morphotype 1, which are almost identical to those of *S. longidens*, only one has lost its central cusp. This contrasts strongly with the usual mode of preservation in the teeth of *S. longidens*, for which the bulk are isolated central cusps (QUENSTEDT 1851: 173). Out of more than 100 teeth of *S. longidens* (SMNS) only two have a perfectly preserved root (see also DE BEAUMONT 1960). This may reflect differences in mode of feeding or in the type of prey taken, as is also expressed in the peculiar development of the cutting edges in the teeth of *S. nitidus*. Some of the roots of *S. longidens* might have been damaged or destroyed by microborings of endolithic organisms (UNDERWOOD et al. 1999), but most cusps show splintered enameloid at their base, suggesting fracturing of the crown and separation from the root, possibly during feeding.

The peculiar feature of the distal cutting edge, as developed in tooth morphotypes 2 to 4 of *S. nitidus,* is very rare in shark teeth but also occurs in the teeth of some bony fishes. Among sharks the extremely elongated principal cusp of the mandibular antero-lateral teeth of the Paleocene *Weltonia ancistrodon* (Arambourg) shows similar cutting edges. The mesial cutting edge is continuous with some serration at its base, while the distal cutting edge is restricted to the upper half of the cusp (and so is somewhat longer than in *S. nitidus* (Cappetta 1987)). In the second species of the genus, *Weltonia burnhamensis* Ward, the cutting edges are entire and extend for the full length of the central cusp on both sides (Ward 1979). In the Recent *Isurus oxyrinchus* Rafinesque the lower first anterior tooth has a well developed mesial cutting edge, but the distal cutting edge is restricted to the apex as in *S. nitidus*. In the upper jaw in the same tooth position the distal cutting edge is somewhat longer. All the other teeth in *I. oxyrinchus* have long cutting edges on both sides.

In the Eocene *Xiphodolamia eocaena* (Woodward) the situation is even more extreme. In anterior teeth the cusp is twisted through 90° around its longitudinal axis so that the continuous mesial cutting edge is directed labially. The distal cutting edge is restricted to the apex and faces lingually (Cappetta 1987: 97). This is far greater twisting than the condition in *S. nitidus*, where the maximum torsion at the apex is around 30°.

The fangs of some teleosts (e.g. barracudas (*Sphyraena*) and cutlassfishes (*Lepidopus*)) show a similar pattern. Their cutting edge is directed labially, while the other edge is rounded. Just at the tip of the tooth a lingually-directed cutting edge is developed, helping to pierce the body surface of the prey.

In all these species a short distal cutting edge is restricted to anterior or even anteriormost teeth, whereas in *S. nitidus* it is also developed in lateral teeth.

S. nitidus may have fed on teleosts, which began to flourish in the Late Jurassic. These modern fishes have a body covered with thin scales which are relatively easy to pierce. When a fast swimming hunter bites into a slower swimming prey the teeth can cut into the body with the labially-directed sharp mesial cutting edges of the anterior teeth. On the other hand the rounded lingually-directed (distal) cutting edge of the teeth of *S. nitidus* and the aforementioned fishes helps to hold prey and hinder its escape.

In the Early Jurassic, when *S. longidens* first appeared, most actinopterygians had a dermal skeleton of thicker ganoid scales. This accounts for why most of its teeth are represented by broken cusps. It is unlikely that the teeth of *S. longidens* are a special adaptation to pierce ganoid scales (Thies & Reif 1985). To prey on hard-scaled fishes the blunter hybodont tooth type seems to be more effective. The hybodonts disappeared together with these groups of bony fishes at the end of the Cretaceous.

The second important difference between teeth of *S. nitidus* and *S. longidens,* the different direction of torsion (Fig. 17), may reflect different modes of feeding. *S. nitidus* probably hunted smaller prey which could be swallowed whole, a feeding strategy assumed for all the orthacodontids by Thies & Reif (1985). The anterior teeth function as fangs to catch and hold the prey.

The larger *S. longidens* might have also hunted larger animals, such as marine reptiles, tearing out chunks of flesh by side to side movement of its head (tearing-type of dentition, Cappetta 1987). Sharp cutting edges on both sides of the cusp in varying orientations are an advantage in this kind of feeding. This kind of hunting results in stronger lateral stresses acting on the teeth, which might be a further reason why so many cusps are broken off.

S. macer with its smaller teeth showing negligible torsion, represents the clutching dental type, characteristic for smaller sharks living very near to or directly on the bottom (CAPPETTA 1987).

If tooth height to body length ratio in *S. macer* (8,7 mm to 85 cm) is used to extrapolate the body length of other orthacodontids, *S. nitidus* may have reached more than two metres (DE BEAUMONT 1960 has suggested one and a half metres; SCHWEIZER 1964 has suggested 140 to 160 cm). Thus, *S. nitidus* was one of the biggest fishes living in the Nusplingen area.

The fact that so many isolated teeth of *S. nitidus* have been found in the Nusplingen Plattenkalk shows that the shark was indigenous to that area. Reduced oxygen conditions near the bottom throughout the greater part of the Nusplingen Plattenkalk is reflected in a low diversity benthos (SCHWEIGERT 1999). *S. nitidus* probably lived in better aerated mid- or surface waters, where most of its prey (fishes and cephalopods) lived. This is also illustrated by the fact that *S. nitidus* occurs throughout the section whereas most of the specimens of the bottom dwelling angelshark *Squatina acanthoderma* FRAAS are restricted to one particular layer (layer G).

The smaller *S. macer* preferred a different habitat as is expressed in the frequent occurrence of its teeth in the Brenztal-Trümmerkalk and their absence from the Nusplingen Plattenkalk. *S. nitidus* is missing from the Brenztal-Trümmerkalk, on the other hand. The scratch marks on the surface of the ventral scales of *S. macer* indicate that it was a bottom dwelling (demersal) shark. The unfavourable conditions in the Nusplingen basins meant that there was no indigenous population of *S. macer*. Its fossil record at Nusplingen represents an occasional shark straying into the basin.

The Solnhofen Plattenkalk represents a further different habitat. *S. macer* is absent from Solnhofen and the other Bavarian Plattenkalk formations. *S. nitidus* is represented there by only one partial skeleton and not one isolated tooth. Thus, the situation of *S. nitidus* in the Solnhofen and related areas is comparable to that of *S. macer* in the Nusplingen area. Paleogeographically, the Solnhofen basin was situated nearer to the land than the Nusplingen basins and their surrounding islands (SCHWEIGERT 1999). Perhaps *S. nitidus* (and probably *S. longidens* as well) preferred offshore conditions.

3. Literature

AGASSIZ, L. (1833–1843): Recherches sur les poissons fossiles. **3**, viii + 390 + 32 pp., Atlas with 82 pls; Neuchatel.

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weissen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Centralbl. Min., Geol. Paläont., Abt. B., **1930**: 257–267, 6 figs; Stuttgart.

BEAUMONT, G. DE (1960): Contribution à l'Etude des Genres *Orthacodus* WOODW. et *Notidanus* CUV. (Selachii). – Schweizer paläont. Abh., **77** (2): 46 pp., 25 figs, 3 pls; Basel.

BLOT, J. (1969): Systématique. – *In*: PIVTEAU, J. (ed.): Traité de paléontologie, **IV**, 2, Gnathostomes, Acanthodiens, Placodermes, Élasmobranches: 702–776, figs 7–62; Paris (Masson).

CAPPETTA, H. (1987): Handbook of Paleoichthyology, 3B, Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. 193 pp., 148 figs; Stuttgart (G. Fischer).

– (1990): Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Crétacé inférieur du Sud de la France. – Palaeovertebrata, **20**: 33–54, 11 figs, 3 pls; Montpellier.

Cappetta, H., Duffin, C. & Zidek, J. (1993): Chondrichthyes. – *In*: Benton, M. J. (ed.): The Fossil Record 2: 593-609, figs 34.1 – 34.2; London (Chapman & Hall).

Compagno, L. J. V. (1973): Interrelationships of living elasmobranchs. – *In*: Greenwood, P. H., Miles, R. S. & Patterson, C. (eds): Interrelationships of Fishes. – Zool. J. Linnean Soc., Suppl. 1: 15–61, 5 figs, 2 pls; London.

Dietl, G. (1998): 140 Millionen Jahre ans Tageslicht gebracht – Fossilfunde aus dem Nusplinger Plattenkalk von Egesheim. – *In*: Gemeinde Egesheim (ed.): Egesheimer Heimatbuch, 11–21, 7 figs; Horb (Geiger).

Dietl, G., Kapitzke, M. & Rieter, M. (1995): Neue Grabungen in Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ges. Naturk. Württ., **151**: 107–126, 2 figs, 6 pls; Stuttgart.

Dietl, G. & Schweigert, G. (1999): Nusplinger Plattenkalk. Eine tropische Lagune der Jura-Zeit. - Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **45**: 62 pp., 59 figs; Stuttgart.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **265**: 37 pp., 14 figs, 3 pls; Stuttgart.

Duffin, C. J. (1993): New records of Late Jurassic sharks teeth from Southern Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **193**: 13 pp., 5 figs, 1 tab.; Stuttgart. – [1993a]

– (1993): The palaeospinacid shark „*Synechodus*“ *jurensis* Schweizer, 1964 from the Late Jurassic of Germany. – Serv. géol. Belgique, Prof. Pap., **264**: 157–174, 4 figs, 3 pls; Bruxelles. – [1993b]

Duffin, C. J. & Ward, D. J. (1993): The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. – Serv. géol. Belgique, Prof. Pap., **264**: 53–102, 15 figs, 12 pls; Bruxelles.

Eastman, C. (1895): Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Oxyrhina* mit besonderer Berücksichtigung von *Oxyrhina Mantelli* Agassiz. – Palaeontogr., **41**: 149–191, 1 fig., 2 tabs, pls 16–18; Stuttgart.

Fraas, O. (1854): Nusplingen – ein Seitenstück zu Solnhofen. – Correspondenzbl. zool.-min. Ver. Regensburg, **8**: 71–76; Regensburg.

– (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, **11**: 76–107, 1 pl.; Stuttgart.

Glikman, L. S. (1957): O geneticheskoy svyazi semeystv Lamnidae i Odontaspidae i novykh rodakh verkhnemelovykh lamnid. [Genetic relations of the Lamnidae and Odontaspidae and new genera of lamnids from the Upper Cretaceous.] – Trudy Geologitcheskogo muzeja Imeni A. P. Karpinskogo/Akademija Nauk SSSR, **1**: 110–117, 2 figs; Moskva.

Heineke, E. (1906): Die Ganoiden und Teleostier des lithographischen Schiefers von Nusplingen. – Geol. paläont. Abh., N.F. **8**: 159–214, 21 figs, 8 pls; Jena.

Herman, J., Hovestadt-Euler, M. & Hovestadt, D. C. (1987): Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part A: Selachii. No. 1: Order: Hexanchiformes – Family: Hexanchidae. Commissural teeth. – Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg., **57**, 43–56, 3 figs, 9 pls; Bruxelles.

Jaekel, O. (1898): Ueber *Hybodus* Agassiz. – Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, **1898**: 135–146, 3 figs; Berlin.

Leidner, A. (submitted): The Synechodontiformes Duffin & Ward – a concept confirmed by scale-morphologic features. – Oryctos; Espéraza.

Leidner, A. & Thies, D. (1999): Placoid scales and oral teeth of Late Jurassic elasmobranchs from Europe. – *In*: Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds): Mesozoic fishes 2, 29–40, 3 figs; München (Pfeil).

Maisey, J. G. (1985): Cranial morphology of the fossil elasmobranch *Synechodus dubrisiensis*. – Amer. Mus. Novitates, **2804**: 28 pp., 9 figs; New York.

Musper, F. (1920): Der Brenztaloolith, sein Fossilinhalt und seine Deutung. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, **76**: 1–61, 2 figs, 2 pls; Stuttgart.

Osswald, K. (1929): *Raineria* nov. gen. Ein Selachier-Rostrum aus dem alpinen Rhät. – Z. Deutsch. geol. Ges., **80**: 496–510, pl. 8; Stuttgart.

Quenstedt, F. A. (1843): Das Flözgebirge Würtembergs. Mit besonderer Rücksicht auf den Jura. 558 pp.; Tübingen (Laupp).

– (1851–1852): Handbuch der Petrefaktenkunde. 792 pp., 62 pls; Tübingen (Laupp).

– (1858): Der Jura. 842 pp., 45 figs, 100 pls; Tübingen (Laupp).
– (1865–1866): Handbuch der Petrefaktenkunde. 2nd ed. 982 pp., 183 figs, 86 pls; Tübingen (Laupp).
– (1882–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3rd ed. 1239 pp., 443 figs, 100 pls; Tübingen (Laupp).
Reif, W.-E. (1973): Ontogenese des Hautskelettes von *Heterodontus falcifer* (Selachii) aus dem Untertithon. Vergleichende Morphologie der Hautzähne der Haie. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **7**: 16 pp., 7 figs; Stuttgart.
Schweigert, G. (1994): Über einige bemerkenswerte Ammoniten im Oberkimmeridgium der Schwäbischen Alb (Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **203**: 15 pp., 1 fig., 1 pl.; Stuttgart.
– (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalkes. – Profil, **11**: 341–349, 1 fig.; Stuttgart.
– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **267**: 61 pp., 3 figs, 1 tab., 12 pls; Stuttgart.
– (1999): Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **273**: 35 pp., 4 figs, 9 pls; Stuttgart.
Schweigert, G. & Zeiss, A. (1994): Ammonite biostratigraphy of the Upper Kimmeridgian to Tithonian of southern Germany. – *In*: Leinfelder, R. (ed.): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Results. – Facies, **31**: 1–56, 31 figs, pls 1–4; Erlangen.
Schweizer, R. (1964): Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken. – Palaeontogr., A, **123**: 58–110, 15 figs, pls 7–12; Stuttgart.
Thies, D. (1993): *Palaeospinax, Synechodus* and/or *Paraorthacodus*. Is the problem of palaeospinacid genera (Pisces, Neoselachii) solved? – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1993**: 724–732, 2 figs; Stuttgart.
– (1995): Placoid scales (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of northern Germany. – J. vert. Paleont., **15**: 463–481, 9 figs; Chicago.
Thies, D. & Reif, W.-E. (1985): Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **169**: 333–361, 22 figs, 1 tab.; Stuttgart.
Underwood, C. J., Mitchell, S. F. & Veltkamp, C. J. (1999): Microborings in mid-Cretaceous fish teeth. – Proc. Yorkshire geol. Soc., **52**: 269–274, 2 figs; Leeds.
Wagner, A. (1862): Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayern's. – Abh. k. Bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Cl., **9**: 279–352, pls 4–7; München.
Ward, D. J. (1979): Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 3. A review of the Hexanchid sharks with a description of four new species. – Tertiary Res., **2**: 111–129, 2 figs, 1 tab., 3 pls; London.
Woodward, A. S. (1889): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part I Elasmobranchii. 474 pp., 13 figs, 17 pls; London.
– (1911): The Fossil Fishes of the English Chalk. Part VI. – Monogr. Palaeontogr. Soc.: 185–224, figs 56–68, pls 39–46; London.
Wourms, J. P. (1977): Reproduction and Development in Chondrichthyan Fishes. – Amer. Zoologist, **17**: 379–410, 3 tabs; Utica.

Addresses of the authors:

Dr R. Böttcher, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: rboettcher@gmx.de
Dr C. Duffin, 146 Church Hill Road, Sutton, Surrey SM3 8NF, England.
E-mail: cduffin@globalnet.co.uk

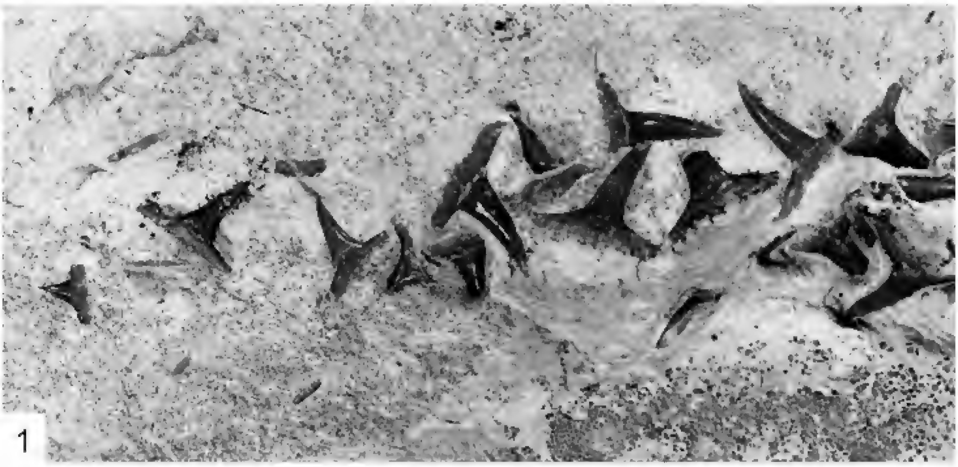
Plate 1

Dentition of *Sphenodus macer* (QUENSTEDT) in ventral view. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk, Egesheim; SMNS 80142/44. – x 2.

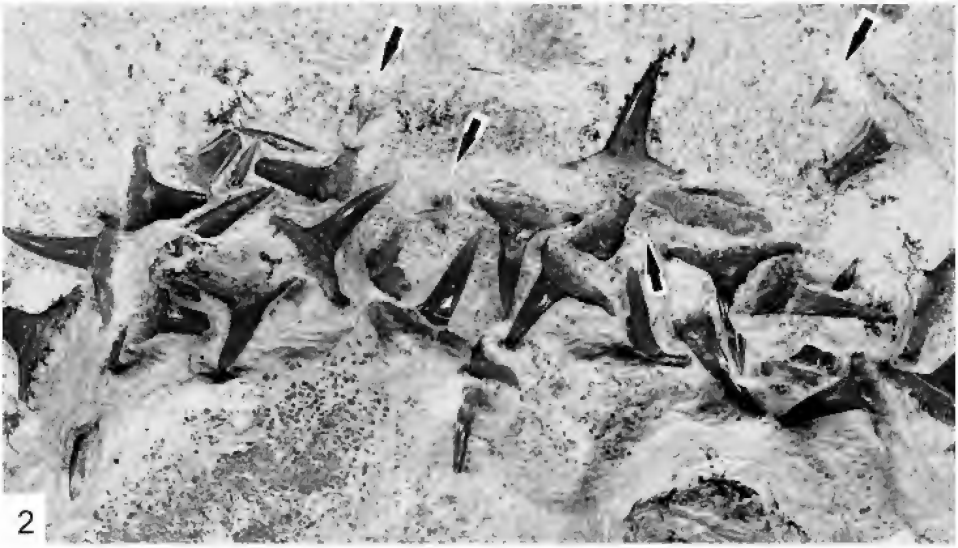
Fig. 1. Left distal region.

Fig. 2. Symphyseal and parasymphyseal regions. Arrows point at eye teeth.

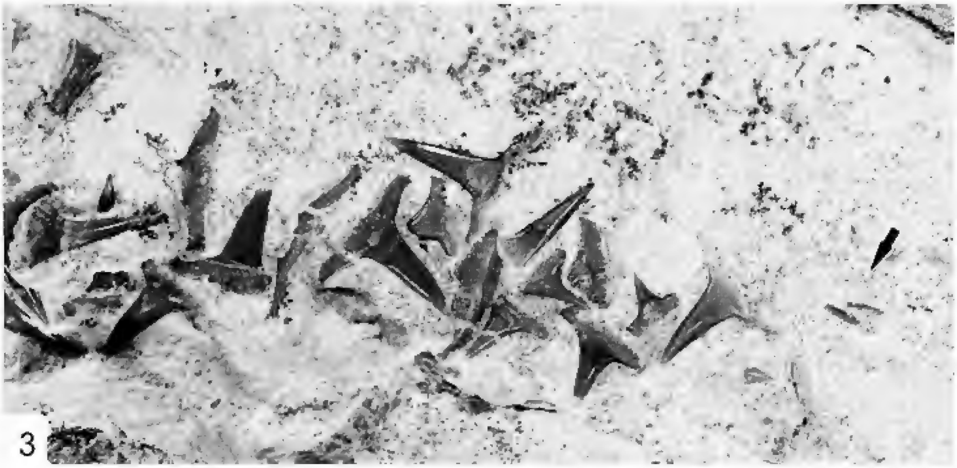
Fig. 3. Right distal region. Arrow points at two extreme posterolateral teeth.



1



2



3

Plate 2

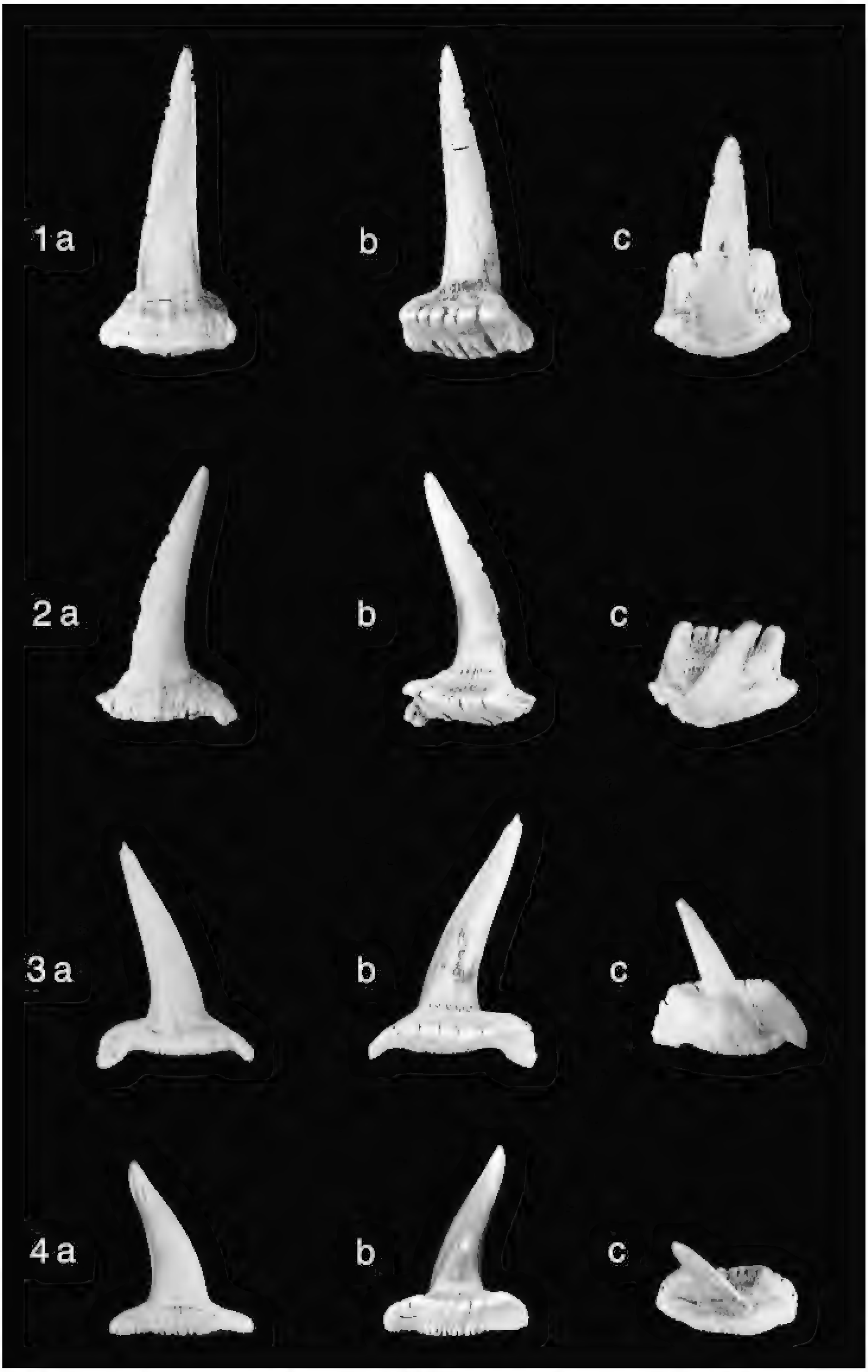
Teeth of *Sphenodus nitidus* WAGNER. Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone, Nusplingen Plattenkalk. a: labial view, b: lingual view, c: occlusal view.- x 2.

Fig. 1. Morphotype 1. Nusplingen, layer D. SMNS 80144/19.

Fig. 2. Morphotype 2. Nusplingen, layer G, 10 cm from the top. SMNS 80144/11.

Fig. 3. Morphotype 3. Nusplingen, layer C, 10 cm above K4. SMNS 80144/6.

Fig. 4. Morphotype 4. Nusplingen, layer F, 20–25 cm from the top. SMNS 80431/36.


1a
b
c
2a
b
c
3a
b
c
4a
b
c

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 284	15 S., 2 Taf., 4 Abb.	Stuttgart, 27. 6. 2000

Zur Stratigraphie und Ammmonitenführung des Ober-Bajociums und Bathoniums, insbesondere der Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, von Röttingen (östliche Schwäbische Alb, Südwestdeutschland)

On the stratigraphy and ammonite fauna of the Upper Bajocian and Bathonian, especially Zigzag Zone, Convergens Subzone, of Röttingen (E Swabia, SW Germany)

Von Volker Dietze, Riesbürg, und Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 2 Tafeln und 4 Abbildungen

Abstract

The litho- and ammonite biostratigraphy of the Upper Bajocian to Upper Bathonian succession is described from a section at Röttingen, Eastern Swabian Alb. Several ammonites from the hitherto rarely documented Convergens Subzone of the Zigzag Zone are recorded besides other ones, all of them collected bed-by-bed. The „Varians Oolith“ beds yield a rich ammonite fauna ranging from the Macrescens Subzone of the Zigzag Zone to the Morrisi Zone.

Zusammenfassung

Von Röttingen (östliche Schwäbische Alb) wird der Profilabschnitt von der Garantiana-Zone des Ober-Bajociums bis zur Orbis-Zone des Ober-Bathoniums vorgestellt und eine Übersicht über seine mit Hilfe horizontierter Aufsammlungen gewonnene Ammonitenführung gegeben. In Röttingen kann unter anderem die in Süddeutschland selten belegte Convergens-Subzone der Zigzag-Zone nachgewiesen werden. Bemerkenswert ist außerdem die reiche Ammonitenfauna des Varians-Ooliths (Macrescens-Subzone der Zigzag-Zone, Unter-Bathonium bis Morris-Zone, Mittel-Bathonium).

1. Einleitung

Über den Zeitabschnitt der Garantiana- und Parkinsoni-Zone des Ober-Bajociums ist in Süddeutschland bislang im Vergleich mit anderen Profilabschnitten wenig

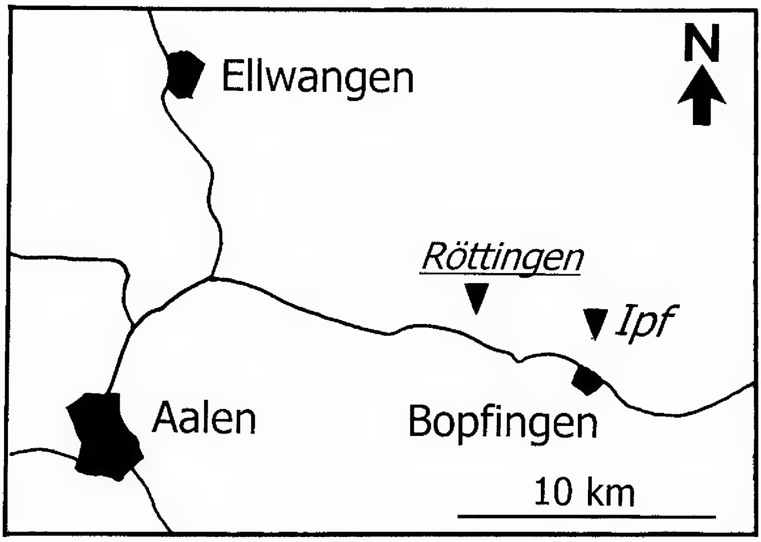


Abb. 1. Lage des untersuchten Profils im Gebiet der östlichen Schwäbischen Alb.

bekannt. Dagegen liegen für das Bathonium detailliertere Informationen vor. Von Bedeutung für vorliegende Untersuchung sind insbesondere die Arbeiten von HAHN (1968, 1969, 1970, 1971), DIETL & KAPITZKE (1983) sowie DIETL (1982, 1990). ARKELL (1951b), CALLOMON et al. (1987) sowie DIETZE et al. (1997) lieferten wichtige Informationen von der Fränkischen Alb und aus der Oberpfalz.

Anläßlich der Ortskanalisation von Röttingen (Abb. 1, Blatt 7127 Westhausen) war in den Jahren 1994–1995 eine Schichtenfolge von der Garantiana-Zone des Ober-Bajociums bis in das obere Unter-Callovium aufgeschlossen. Obwohl Röttingen schon lange als Fundort von Fossilien vor allem des Bathoniums bekannt ist (ENGEL 1908), fehlten bisher horizontierte Aufsammlungen und genauere Profilangaben. In den Kanalisationsgräben konnten detaillierte Profilaufnahmen gemacht und Ammoniten horizontiert aufgesammelt werden. Die Ergebnisse werden hier vorgestellt und in ihrer Bedeutung gegenüber anderen süddeutschen Profilen dieses Zeitabschnitts diskutiert. Das abgebildete Material befindet sich in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS).

Dank

N. SCHAFFELD, Verden, sind wir für seine äußerst tatkräftige Hilfe im Gelände zu Dank verpflichtet.

2. Beschreibung des Profils und seiner Fossilführung

Die bei der Profilaufnahme vorgenommene lithostratigraphische Gliederung des Profils von Röttingen (Abb. 2) folgt im wesentlichen der von BENTZ (1924) eingeführten und von DIETL & KAPITZKE (1983) etwas modifizierten Terminologie. Lediglich der höhere Abschnitt des zuvor als „Varians-Oolith“ bezeichneten Profilabschnitts wurde jetzt als „Orbis-Oolith“ lithologisch abgetrennt, wie dies sowohl in

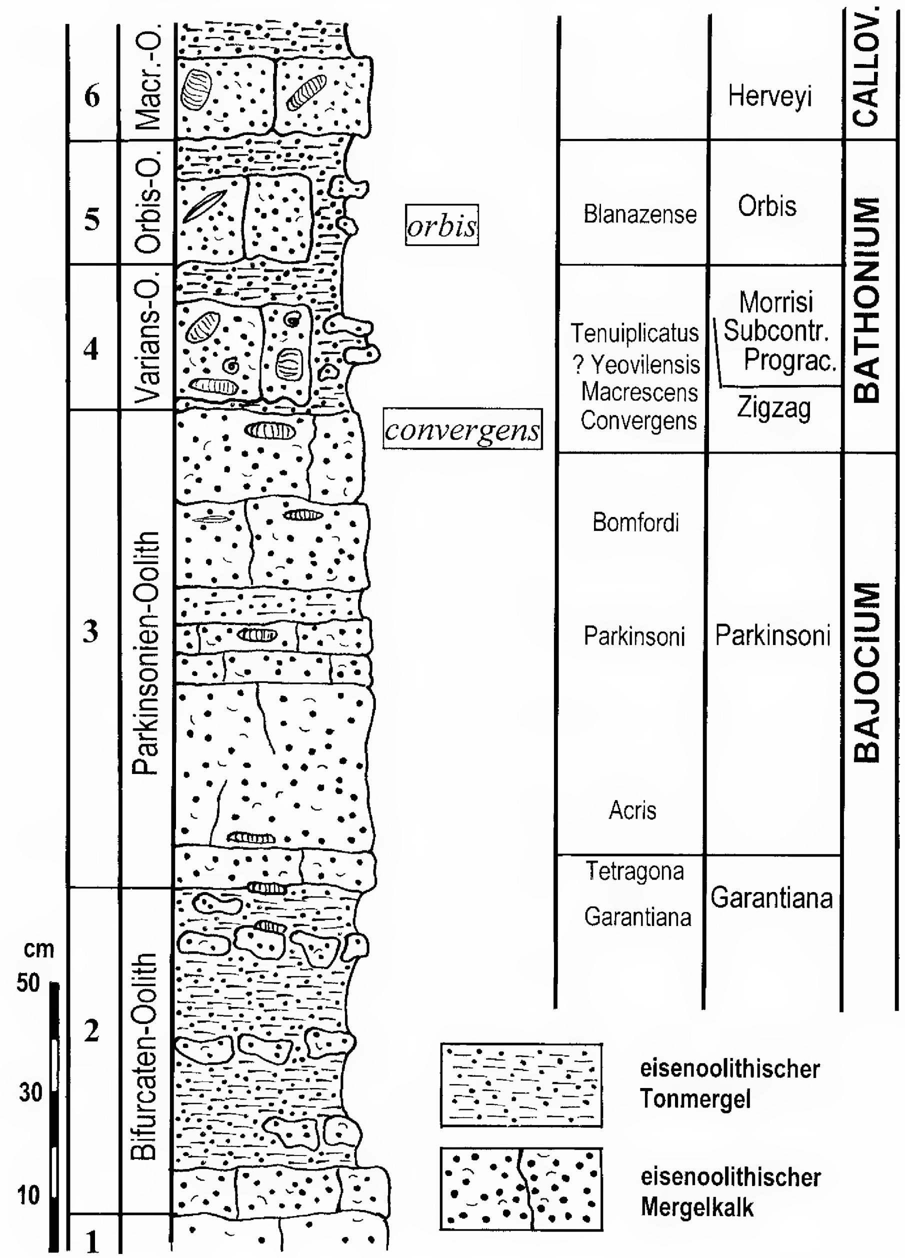

cm
50
30
10
6
5
4
3
2
1
Macr.-O.
Orbis-O.
Varians-O.
Parkinsonien-Oolith
Bifurcaten-Oolith
orbis
convergens
Herveyi
Blanazense
Orbis
Tenuiplicatus
? Yeovilensis
Macrescens
Convergens
Morrisi
Subcontr.
Prograc.
Zigzag
Bomfordi
Parkinsoni
Parkinsoni
Acris
Tetragona
Garantiana
Garantiana
CALLOV.
BATHONIUM
BAJOCIUM
eisenoolithischer Tonmergel
eisenoolithischer Mergelkalk

Abb. 2. Stratigraphie und Schichtenfolge vom Ober-Bajocium bis Unter-Callovium in Röttingen (östl. Schwäbische Alb, Südwestdeutschland).

westlich anschließenden Bereichen des Schwäbischen Jura, als auch im Fränkischen Jura (Sengenthal, vgl. Callomon et al. 1987) gehandhabt wird. Für die Datierung der Schichtenfolge mittels signifikanter Ammonitenfunde wurde die nordwesteuropäische Standardzonierung in leicht modifizierter Form angewandt (Abb. 3).

Stufe	Unterstufe	Zone	Subzone
CALLOVIUM	Unter-Callovium	Herveyi	Keppleri
BATHONIUM	Ober-Bathonium	Discus	Discus
			Hollandi
		Orbis	Hannoveranus
			Blanazense
		Hodsoni	Hodsoni
	Mittel-Bathonium	Morrisi	Morrisi
		Subcontractus	Subcontractus
		Progracilis	Progracilis
	Unter-Bathonium	Zigzag	Tenuiplicatus
			Yeovilensis
			Macrescens
			Convergens
BAJOCIUM	Ober-Bajocium	Parkinsoni	Bomfordi
			Parkinsoni
			Acris
		Garantiana	Tetragona
			Garantiana
			Dichotoma
		Niortense	Baculata
			Polygyralis
			Banksi

Abb. 3. Zeitskala der nordwesteuropäischen Faunenprovinz vom Ober-Bajocium bis zum basalen Unter-Callovium. Im Profil von Röttingen sicher mit Ammonitenfunden belegte Zeitabschnitte sind in dunkelgrauer Farbe unterlegt, mit hoher Wahrscheinlichkeit belegte Nachweise in hellgrauer Farbe.

2.1. Der Bifurcaten-Oolith

Beim Bifurcaten-Oolith (Abb. 2, Schicht 2) handelt es sich um einen ca. 50–60 cm mächtigen, stark eisenoolithischen Mergel mit mehreren verfestigten Kalkmergellagen. Sein Unterlager (Schicht 1) führte im untersuchten Profil keine Ammoniten, so daß über dessen stratigraphische Stellung keine Angaben gemacht werden können. Der Bifurcaten-Oolith ist in unverwittertem Zustand grau, in verwittertem Zustand braun gefärbt. An Fossilien treten vor allem zahlreiche Muscheln und Brachiopoden auf. Es konnte lediglich ein Ammonit von der Oberseite der obersten Bank dieses Schichtglieds geborgen werden:

Garantiana cf. *garantiana* (d'Orbigny) [M]

Der Einzelfund einer *Garantiana* cf. *garantiana* aus dem Bifurcaten-Oolith stellt eine für die Garantiana-Subzone der Garantiana-Zone typische Form dar. Das ventrale, die Rippen unterbrechende Band ist gut ausgebildet, wobei die mit ventralen Knötchen versehenen, prorsiradiaten Rippen erst am Ende der Wohnkammer den Venter queren. Zumindest der obere Teil des Bifurcaten-Ooliths gehört aufgrund dieses Funds in die Garantiana-Subzone. Am Ipf ist dieser Abschnitt durch zahlreiche Funde von *Garantiana garantiana* hervorragend dokumentiert, in deren Variabilität das vorliegende Stück fallen dürfte. Die Fundstücke vom Ipf sind relativ kleinwüchsig.

Lesefunde von Strenoceraten aus der Niortense-Zone sind leider unhorizontiert, dürften aber allenfalls aus dem untersten Bereich des Bifurcaten-Ooliths stammen.

2.2. Der Parkinsonien-Oolith

Der Gesteinskomplex des Parkinsonien-Ooliths (Abb. 2, Schicht 3) besitzt eine Mächtigkeit von 90 cm. Er ist insgesamt stark eisenoolitisch und charakteristisch rot gefärbt. Eine Ausnahme bilden lediglich die untersten 10 cm, die in unverwittertem Zustand eine graue Farbe besitzen.

Aus Zeitgründen konnte der Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths nur eingeschränkt lithologisch unterteilt werden Dennoch konnten einige signifikante Ammoniten geborgen werden, die bio- bzw. chronostratigraphische Aussagen zulassen. Es ist auffallend, daß die Häufigkeit der Ammoniten gegenüber den Aufschlüssen direkt am Ipf (Oberdorf, Bopfingen) deutlich geringer ist. Folgende Ammonitenfunde wurden geborgen:

Von der Unterseite des Parkinsonien-Ooliths:

Garantiana quenstedti WETZEL [M] (Einzelfund)
G. densicosta (QUENSTEDT) [M] (Einzelfund)

Aus den untersten 10 cm des Parkinsonien-Ooliths:

Prorsisphinctes (Vermisphinctes) cf. *nicolescoi* (DE GROSSOUVRE) [m] (gelegentlich)

Etwa 25 cm über der Unterkante des Parkinsonien-Ooliths:

Parkinsonia (Parkinsonia) cf. *rarecostata* (BUCKMAN) [m] (Einzelfund)
P. (Parkinsonia) subarietis WETZEL [m] (selten)
Garantiana cf. *alticosta* WETZEL [M] (Einzelfund)

Ungefähr aus der Mitte des Parkinsonien-Ooliths:

P. (Parkinsonia) parkinsoni (Sowerby) [m] (selten)
P. (Durotrigensia) sp. [M] (Einzelfund)

Etwa 25 cm unter der Oberkante des Parkinsonien-Ooliths:

P. (Parkinsonia) bomfordi ARKELL [M] (Einzelfund)
Oxycerites aspidoides (OPPEL) [M] (gelegentlich)

Direkt unter der Oberkante des Parkinsonien-Ooliths:

P. (Parkinsonia) pachypleura BUCKMAN [m] (Einzelfund) (Taf. 1, Fig. 1)
P. (Gonolkites) cf. *subgaleata* BUCKMAN [M] (Einzelfund) (Abb. 4)
Polysphinctites polysphinctus BUCKMAN [m] (Einzelfund) (Taf. 2, Fig. 2)
Lissoceras psilodiscus (SCHLOENBACH) [M] (Einzelfund) Taf. 2, Fig. 3)

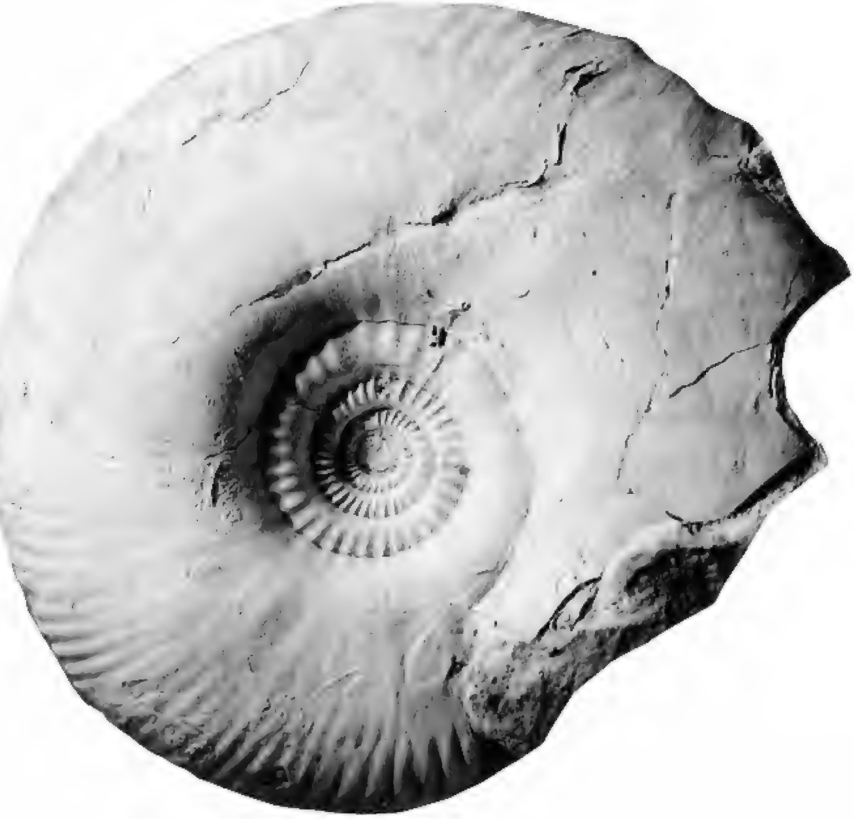


Abb. 4. *Parkinsonia (Gonolkites)* cf. *subgaleata* Buckman [M]. Röttingen, Oolithkalk-Formation, Parkinsonien-Oolith, Top von Schicht 3 (vgl. Abb. 2); Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, *convergens*-Horizont; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 64264. – x2/3.

Garantiana quenstedti und *G. densicosta* sowie die mikroconche Art *Prorsisphinctes (Vermisphinctes)* cf. *nicolescoi* belegen die Tetragona-Subzone. Damit ist, ebenso wie in der unmittelbaren Umgebung des Ipf, der unterste Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths noch in die Garantiana-Zone zu stellen.

Die Funde von *Parkinsonia* cf. *rarecostata*, *P. subarietis* und *Garantiana* cf. *alticosta* sind charakteristisch für die Acris-Subzone der Parkinsoni-Zone. Der mittlere Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths ist im Hinblick auf das Vorkommen der Leitart *Parkinsonia parkinsoni* eindeutig in die Parkinsoni-Subzone zu stellen. Etwa 25 cm unter dem Top des Parkinsonien-Ooliths belegen dann die beiden Arten *P. bomfordi* und *Oxycerites aspidoides* die Bomfordi-Subzone der Parkinsoni-Zone (vgl. Dietl 1982).

Ein sicherer Nachweis der Convergens-Subzone (Zigzag-Zone, Unter-Bathonium) ist in Süddeutschland bisher nur an wenigen Orten gelungen, so in Sengenthal in der Oberpfalz (Callomon et al. 1987; Schairer 1987, 1994; Köstler & Schairer 1996), in Dangstetten im Klettgau (Hahn 1970) sowie im Gebiet der östlichen Schwäbischen Alb am Ipf (Dietl 1982; Dietl & Kapitzke 1983). Bisher wurden jedoch aus Süddeutschland lediglich einige wenige Ammoniten dieser Subzone von

Hahn (1970, Taf. 1, Fig. 4) und Schairer (1987, 1994) sowie Köstler & Schairer (1996) abgebildet. Der oberste Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths von Röttingen kann in die Convergens-Subzone (*convergens*-Horizont) datiert werden. Die hierfür signifikanten Ammonitenfunde sollen in vorliegender Arbeit dokumentiert und in ihrer Bedeutung erläutert werden (siehe Kap. 3).

2.3. Der Varians-Oolith

Direkt auf den Parkinsonien-Oolith folgt stets eine Mergellage, die jedoch keine Ammoniten geliefert hat. Daran schließt sich eine bis zu 20 cm mächtige, stark eisenoolithische Bank an, die gelegentlich lediglich als eine knollige Lage erhalten ist. Zwischen dem Varians-Oolith (Abb. 2, Schicht 4) und dem Orbis-Oolith ist eine weitere, ca. 10 cm mächtige, fossilleere Mergellage ausgebildet, die wir lithostratigraphisch bereits der Einheit des Orbis-Ooliths (Abb. 2, Schicht 5) zurechnen. Charakteristisch für den Varians-Oolith sind die überaus häufigen, recht großwüchsigen Brachiopoden (*Loboidothyris* cf. *perovalis* [Sowerby]). Oft sind stromatolithische Mikrobenmatten und Grabgänge zu beobachten. Die Ooide sind aufgrund von Bioturbation oftmals wolkig angereichert. Der ganze Profilabschnitt ist sehr stark kondensiert und durchmischt, so daß eine lithologische oder stratigraphische Untergliederung nicht möglich ist. Die extrem reiche und gut erhaltene Ammonitenfauna zeichnet sich besonders durch die für schwäbische Verhältnisse ungewöhnlich häufigen, oft perfekt mit Schale und Mündung erhaltenen Tuliten aus.

Ammonitenfunde:
Oxycerites yeovilensis Rollier [M] (Einzelfund)
Oxycerites ssp. [M] (selten)
Oecotraustes ssp. [m] (selten)
Paroecotraustes ssp. [m] (selten)
Prohecticoceras cf. *ochraceum* Elmi [?M] (Einzelfund)
Phlycticeras dorsocavatum (Quenstedt) [M] (selten)
Parkinsonia (Oraniceras) wuerttembergica (Oppel) [m] (häufig)
P. (Oraniceras) pseudomacrocephalus Wetzel [m] (Einzelfund)
P. (Oraniceras) fretensis Wetzel [M] (häufig)
P. (Oraniceras) gyrumbilica (Quenstedt) [M] (häufig)
Morphoceras macrescens (Buckman) [M] (Einzelfund)
Morphoceras sp. [M] (selten)
Ebrayiceras sulcatum (v. Zieten) [m] (Einzelfund)
Polysphinctites cf. *polysphinctus* Buckman [m] (Einzelfund)
Asphinctites tenuiplicatus (Brauns) [M] (gelegentlich)
Procerites ssp. [M] (häufig)
Siemiradzkia ssp. [m] häufig
Wagnericeras ssp. [M & m] (gelegentlich)
Suspensites ssp. [M & m] (gelegentlich)
*Bullatimorphites (Rugiferites) sofanus (*Boehm*)* [M] (Einzelfund) (Taf. 1, Fig. 2)
B. (Rugiferites) polypleurus (Buckman) [M] (gelegentlich)
B. (Rugiferites) rugifer (Buckman) [M] (gelegentlich)
Tulites (Tulites) cadus Buckman [M] (selten) (Taf. 2, Fig. 1)
T. (Tulites) modiolaris (W. Smith) [M] (selten)
T. (Tulites) praeclarus Buckman [M] (selten)

T. (Tulites) tula BUCKMAN [M] (selten)
T. (Tulites) sp. [M] (gelegentlich)
Trolliceras reuteri (ARKELL) [m] (Einzelfund) (Taf. 2, Fig. 7)
Sphaeroptychius sp. [m] (selten) (Taf. 2, Fig. 4)
Morrisiceras sphaera BUCKMAN [M] (Einzelfund)
Holzbergia schwandorfense (ARKELL) [m] (Einzelfund)
Cadomites (Polyplectites) sp. [m] (Einzelfund)

Der Varians-Oolith repräsentiert, nach der genannten Ammonitenfauna zu urteilen, einen relativ langen Zeitabschnitt des Bathoniums. Eine Gliederung des Profils in die mitteleuropäischen Standardzonen und -subzonen ist allerdings aufgrund der starken Kondensation nicht möglich. Die Ammoniten liegen regellos im Gesteinsverband verteilt, sind jedoch oft perfekt mit Schale und Mundsaum erhalten. Lediglich das einzige Exemplar von *Morrisiceras sphaera* sowie eine *Holzbergia schwandorfense* stammen aus dem obersten Bereich bzw. von der Oberseite der Bank. Ansonsten konnte zwar festgestellt werden, daß sich die Tuliten allgemein höher in der Bank als etwa Oraniceraten finden, doch war selbst mit Hilfe taphonomischer Beobachtungen eine Gliederung nicht möglich. Die Verhältnisse unterscheiden sich somit deutlich von denen direkt am Ipf, wo DIETL & KAPITZKE (1983) zumindest im Mittel-Bathonium eine Abfolge der Standardzonen im Profil erkennen konnten. Der Varians-Oolith von Röttingen ist stark bioturbiert.

Die auf die Convergens-Subzone folgende Macrescens-Subzone wird durch die zahlreichen, für diese Subzone überaus typischen Oraniceraten (vgl. HAHN 1970) sowie die Indexart *Morphoceras macrescens* selbst sicher belegt (vgl. STURANI 1967).

Der Nachweis der Yeovilensis-Subzone ist in kondensierten Profilen stets schwierig (vgl. HAHN 1968). Allerdings könnte der Fund des namengebenden Ammoniten *Oxycerites yeovilensis* einen Nachweis darstellen (vgl. CALLOMON et al. 1987: 17). Da diesem Morphotyp entsprechende Formen jedoch als Durchläufer (INNOCENTI et al. 1988, Fig. 1, 3) anzusehen sind und sowohl Oxyceriten als auch die zugehörigen mikroconchen Oecotrausten im Varians-Oolith von Röttingen nur ein untergeordnetes Faunenelement darstellen, ist der Nachweis dieser Subzone letztlich nicht völlig gesichert.

Die das Unter-Bathonium abschließende Tenuiplicatus-Subzone der Zigzag-Zone ist dagegen durch die Index-Art *Asphinctites tenuiplicatus* wieder gut dokumentiert (DIETZE et al. 1997).

Als Beleg für die das Mittel-Bathonium einleitende Progracilis-Zone wurde von DIETL & KAPITZKE (1983: 6) in Anlehnung an TORRENS (1971) die Art *Wagnericeras suspensum* angesehen. Ammoniten aus diesem Formenkreis sind in Röttingen vergleichsweise häufig. TORRENS (1987) stellte jedoch fest, daß in Südostfrankreich Ammoniten der Gattungen *Suspensites* und *Wagnericeras* auch schon in älteren stratigraphischen Abschnitten auftreten können. Von besonderem Interesse ist deswegen der Fund von *Rugiferites sofanus*, der recht gut den von SANDOVAL (1983) abgebildeten spanischen Stücken entspricht. Ein Lectotypus für diese Art aus Keeuw/Indonesien wurde erst vor kurzer Zeit von WESTERMANN & CALLOMON (1988) festgelegt und neu abgebildet. Möglicherweise stellt der nur ganz schwach sphaerocone *Sphaeroptychius* sp. einen zugehörigen Mikroconch dar. Der zum Vergleich abgebildete *Sphaeroptychius marginatus* (LISSAJOUS) (Taf. 2, Fig. 5) aus dem Mittel-Bathonium von Sengenthal dürfte hingegen bereits ein fortgeschritteneres Evolutionsstadium dieser Ammonitengruppe darstellen. SANDOVAL (1983) wählte *R. sofanus* als Index-Art für seine Sofanus-Zone an der Basis des Mittel-Bathoniums in den betischen Kordilleren Südspaniens. *Rugiferites* (bzw. *Bullatimorphites*) *sofanus* wurde auch von MANGOLD & GYGI (1997, Tab. 8) als charakteristische Art der Progracilis-Zone angesehen. Damit erscheint der Nachweis der Progracilis-Zone in Röttingen als gesichert. Der von DIETL (1990) aus der Zollernalb beschriebene *suspensum*-Horizont der Progracilis-Zone ist wahrscheinlich in dem kondensierten Schichtabschnitt des Röttinger Varians-Ooliths enthalten.

Durch die Funde von Tuliten kann die Subcontractus-Zone gut belegt werden (vgl. TORRENS 1971). Bereits HAHN (1971) lag ein *Tulites modiolaris* aus Röttingen vor. Die Tuliten besitzen eine bemerkenswerte Variabilität, von der wir hier nur eine seltene Extremform, die der Morphospezies *T. cadus* BUCKMAN entspricht, abbilden (Taf. 2, Fig. 1). Zugehörige Mikroconche werden durch *Trolliceras reuteri* (ARKELL) repräsentiert (Taf. 2, Fig. 6–7), das im Gegensatz zu *Sphaeroptychius* kein sphaerocones Stadium aufweist, sich ansonsten jedoch nur schwer unterscheiden läßt.

Die Art *Morrisiceras sphaera* und ihr mutmaßlicher mikroconcher Partner *Holzbergia schwandorfense*, der durch seinen eigentümlichen, prorsiradiaten Berippungsstil auffällt, stammen sicher aus der Morrisi-Zone (vgl. TORRENS 1971). Beide Ammoniten wurden in Röttingen aus dem obersten Bereich des Varians-Ooliths geborgen.

Ganz ähnliche lithologische Verhältnisse wie in Röttingen konnten während des Baus der Bundesautobahn A 7 am Albaufstieg bei Lauchheim/Westhausen beobachtet werden. Im Unterschied zum Profil von Röttingen konnten jedoch im dort anstehenden Varians-Oolith keine Ammoniten aus der Morrisi-Zone gefunden werden.

2.4. Der Orbis-Oolith

Beim Orbis-Oolith von Röttingen (Abb. 2, Schicht 5) handelt es sich um eine 15–25 cm mächtige, stark eisenoolithische Kalkmergelbank, die sich vor allem durch den größeren Durchmesser der Eisenooide und das weitgehende Fehlen von Brachiopoden und Ammoniten deutlich vom unterlagernden Varians-Oolith unterscheidet. Im Gestein treten zahlreiche Grabgänge auf. Teilweise bildet der Orbis-Oolith jedoch keine durchgehende Bank, sondern ist in eine eisenoolithische Knollenlage aufgelöst.

Ammonitenfunde:
Oxycerites orbis (GIEBEL) [M] (Einzelfund)
Paroecotraustes maubeugei STEPHANOV [m](Einzelfund)
Oecotraustes sp. [m] (Einzelfund)
Homoeoplanulites (Homoeoplanulites) mangoldi (DOMINJON) [m] (Einzelfund)
H. (Parachoffatia) sp. [M] (Einzelfund)

Die Orbis-Zone des Ober-Bathoniums ist vom nahegelegenen Ipf schon länger bekannt (HAHN 1968; DIETL 1982; DIETL & KAPITZKE 1983), auch wenn die aus dem – früher irreführenderweise als „Aspidoides-Oolith“ bezeichneten – Orbis-Oolith stammenden Oxyceriten vom erstgenannten Autor noch fehlbestimmt wurden. Im Hinblick auf die Seltenheit der Ammonitenfunde läßt sich die Faunula keinem der von DIETL & CALLOMON (1988) im Profil von Sengenthal unterschiedenen Faunenhorizonte sicher zuordnen. Im Hinblick auf die Fundsituation am Ipf sowie auf die

Verhältnisse an der Straße von Röttingen nach Baldern, wonach in der entsprechenden Bank vor allem Oxyceriten vorkommen (Hahn 1968: 14), erscheint jedoch eine Zuordnung zum *orbis*-Horizont der Blanazense-Subzone überaus wahrscheinlich. Für diese Annahme spricht auch, daß bisher aus dem schwäbischen Jura nur dieser eine Faunenhorizont in der Orbis-Zone nachgewiesen werden konnte (Callomon et al. 1989). Auf die Discus-Zone gibt es im Profil von Röttingen keine Hinweise; höchstwahrscheinlich liegt hier eine Schichtlücke vor (vgl. Callomon et al. 1992; Callomon & Dietl 2000).

2.5. Der Macrocephalen-Oolith

Der Macrocephalen-Oolith (Abb. 2, Schicht 6) ist durch eine Wechselfolge von Mergellagen mit zwei eisenoolithischen Kalkbänken charakterisiert, von denen die untere Kalkbank zahlreiche Ammoniten führt, die auf ein Unter-Callovium-Alter hinweisen. Auf diese soll jedoch an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

Im benachbarten Ipfgebiet ist der *quenstedti*-Faunenhorizont der Herveyi-Zone durch die Indexart *Cadoceras quenstedti* Spath belegt, während der *keppleri*-Horizont nicht sicher identifiziert werden konnte (Callomon et al. 1992).

3. Bedeutung des Profils Röttingen

Die in Europa weit verbreitet, in Süddeutschland hingegen nur selten nachweisbare Convergens-Subzone der Zigzag-Zone kann durch die oben genannten Funde von *Parkinsonia (Parkinsonia) pachypleura und P. (Gonolkites)* cf. *subgaleata* nunmehr auch in Röttingen belegt werden. Beide Arten sind für diesen stratigraphischen Abschnitt kennzeichnend (Innocenti et al. 1988; Torrens 1971). Das letztgenannte Fundstück wurde im Hinblick auf seinen verhältnismäßig engen Nabel lediglich in die Nähe von *P. (Gonolkites) subgaleata* gestellt. Allerdings dürften die beiden Morphospezies *P. (Gonolkites) convergens* und *P. (Gonolkites) subgaleata* wohl zu derselben Chronospezies gehören und erweisen sich damit als recht variabel. Nach eigenen Beobachtungen an reichem Material aus dem Zigzag-Bed von Waddon Hill/Dorset gilt dies offenbar ganz allgemein für bathonische Parkinsonien.

Lissoceras psilodiscus ist weniger charakteristisch, da dieser Ammonit noch mindestens bis in die Yeovilensis-Subzone reicht (Hahn 1968; Sturani 1967). Der Fund des mit kräftigen Einschnürungen versehenen *Polysphinctites polysphinctus* ergibt hingegen wieder einen deutlichen Hinweis auf die Convergens-Subzone. Das von Schairer (1994) abgebildete Exemplar dieser Art von Sengenthal stammt aus dem dortigen Parkinsonien-Oolith. Dieser beinhaltet in seinem obersten Abschnitt, noch im intensiv rotgefärbten, eisenoolithischen Bereich, direkt unter einem darüberfolgenden graugefärbten Bänkchen (Schicht 10 nach Callomon et al. 1987), eine reiche und typische Fauna der Convergens-Subzone. Innocenti et al. (1988) konnten *Polysphinctites* sp. indet. in der Convergens-Subzone von Bas Auran/Südostfrankreich nachweisen. Lediglich dort scheinen bisher innerhalb der Convergens-Subzone zwei Faunenhorizonte unterschieden werden zu können (Innocenti et al. 1988: 339). Auf der Ostalb, wie auch an allen anderen bisher beschriebenen Aufschlüssen außerhalb Südostfrankreichs, ist dies jedoch nicht möglich. In allen seither untersuchten süddeutschen Profilen, und somit auch in Röttingen und Sengenthal, dürfte deswegen eine Identifizierung mit dem *convergens*-Horizont gerechtfertigt sein. Historisch betrachtet, wurde die Convergens-Subzone von ARKELL (1951a: 10) ohnehin lediglich im Rang eines Faunenhorizonts eingeführt.

Der Varians-Oolith des Profils Röttingen ist zwar noch stärker kondensiert als in der unmittelbaren Umgebung des Ipf, lieferte aber eine bemerkenswert reiche und gut erhaltene Ammonitenfauna aus dem Zeitraum von der Macrescens-Subzone der Zigzag-Zone bis einschließlich der Morrisi-Zone.

4. Literatur

ARKELL, W. J. (1951): Monograph of the English Bathonian Ammonites, Part I. – Palaeontogr. Soc. Monogr., **1950**: 1–46, 4 Taf.; London. – [1951a]

– (1951): A Middle Bathonian ammonite fauna from Schwandorf, northern Bavaria. – Schweiz. paläont. Abh., **69**: 1–18, 3 Taf.; Basel. – [1951b]

BENTZ, A. (1924): Über Dogger und Tektonik der Bopfinger Gegend. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **13**: 1–45, 2 Abb., 1 Kt.; Stuttgart.

CALLOMON, J. H. & DIETL, G. (2000): On the Proposed Basal Boundary Stratotype (GSSP) of the Middle Jurassic Callovian Stage. – *In*: HALL, R. L. & SMITH, P. L. (Hrsg.): Advances in Jurassic Research 2000, GeoResearch Forum, **6**: 41–53, 4 Abb.; Zürich.

CALLOMON, J. H., DIETL, G., GALÁCZ, A., GRADL, H., NIEDERHÖFER, H.-J., & ZEISS, A. (1987): Zur Stratigraphie des Mittel- und unteren Oberjuras in Sengenthal bei Neumarkt/Opf. (Fränkische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **132**: 1–53, 5 Taf., 11 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.

CALLOMON, J. H., DIETL, G. & NIEDERHÖFER, H.-J. (1989): Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwäbischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **148**: 1–13, 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

–, – & – (1992): On the true stratigraphic position of *Macocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM, 1813) and the nomenclature of the standard Middle Jurassic „Macrocephalus Zone". – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **185**: 1–65, 10 Taf., 13 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

DIETL, G. (1982): Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **87**: 1–21, 4 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.

– (1990): *Procerites progracilis* COX & ARKELL und andere Ammoniten aus dem basalen Mittel-Bathonium (Mittl. Jura) der Zollernalb, Schwäb. Alb, SW-Deutschland. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **72**: 329–340, 6 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & CALLOMON, J. H. (1988): Der Orbis-Oolith (Ober-Bathonium, Mittl. Jura) von Sengenthal/Opf., Fränk. Alb, und seine Bedeutung für die Korrelation und Gliederung der Orbis-Zone. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **142**: 1–31, 4 Taf., 5 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

DIETL, G. & KAPITZKE, M. (1983): Das Bathonium (Mittlerer Jura) zwischen Aalen und Bopfingen, östl. Schwäbische Alb. 1. Mittel-Bathonium. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **93**: 1–27, 3 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

DIETZE, V., KRIEGER, T. & SCHWEIGERT, G. (1997): Über *Oecoptychius subrefractus* (BUCKMAN), *Asphinctites tenuiplicatus* (BRAUNS) und *Polysphinctites secundus* (WETZEL) (Ammonoidea) aus dem Unter-Bathonium (Mittlerer Jura) der Oberpfalz (Nordost-Bayern, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **245**: 1–25, 3 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg (3. Aufl.). XXX + 645 S., 261 Abb., 6 Taf., 4 Bilder, 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

MANGOLD, C. & GYGI, R. A. (1997): Bathonian ammonites from canton Aargau, Northern Switzerland: stratigraphy, taxonomy and biogeography. – Geobios, **30**: 497–518, 5 Abb., 13 Tab.; Lyon.

HAHN, W. (1968): Die Oppeliidae BONARELLI und Haploceratidae ZITTEL (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg., **10**: 7–72, 10 Abb., 5 Taf.; Freiburg im Breisgau.

HAHN, W. (1969): Die Perisphinctidae STEINMANN (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **11**: 19–86, 11 Abb., 9 Taf.; Freiburg im Breisgau.

– (1970): Die Parkinsoniidae S. BUCKMAN und Morphoceratidae HYATT (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg., **12**: 7–62, 8 Abb., 8 Taf.; Freiburg im Breisgau.

– (1971): Die Tulitidae S. BUCKMAN, Sphaeroceratidae S. BUCKMAN und Clydoniceratidae S. BUCKMAN (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg., **13**: 55–122, 13 Abb., 9 Taf.; Freiburg im Breisgau.

INNOCENTI, M., MANGOLD, C., PAVIA, G. & TORRENS, H. (1988): A proposal for the formal ratification of the basal boundary stratotype of the Bathonian Stage based on a Bas Aurans section (S.E. France). – *In*: ROCHA, R. B. & SOARES, A. F. (Hrsg.): 2nd Int. Symp. Jurassic Stratigr., **1**: 333–346, 4 Abb.; Lissabon.

KÖSTLER, L. & SCHAIRER, G. (1996): *Morphoceras* aus dem „Parkinsonien-Oolith" (Mittlerer Jura) von Sengenthal/Opf. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 81–85, 2 Abb.; München.

SANDOVAL, J. (1983): Biostratigrafía y paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Beticas. – Tesis doctoral Univ. Granada. XIV+613 S., 72 Taf., 156 Abb.; Granada.

SCHAIRER, G. (1987): Ammoniten aus Bajoc und Bathon (mittlerer Jura) von Sengenthal. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **27**: 31–50, 3 Taf., 4 Abb.; München.

– (1994): *Polysphinctites polysphinctus* BUCKMAN aus dem „Parkinsonien-Oolith" von Sengenthal. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 159–162, 1 Abb., 1 Tab.; München.

STURANI, C. (1967): Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-Eastern France, Dept. Basses-Alpes). – Boll. Soc. Paleont. Italiana, **5**: 3–57, 4 Abb., 24 Taf.; Modena.

TORRENS, H. (1971): Standard Zones of the Bathonian. – *In*: Colloque du Jurassique à Luxembourg 1967. – Mém. B. R. G. M., **75**: 581–604, 2 Tab., 3 Abb.; Luxembourg.

– (1987): Ammonites and Stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-Eastern France, Dept. Alpes de Haute-Provence). – Boll. Soc. Paleont. Ital., **26**: 93–108, 9 Taf., 2 Abb.; Modena.

WESTERMANN, G. E. G. & CALLOMON, J. H. (1988): The Macrocephalitinae and Associated Bathonian and Early Callovian (Jurassic) ammonoids of the Sula Islands and New Guinea. – Palaeontographica, A, **203**: 1–90, 19 Taf., 24 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

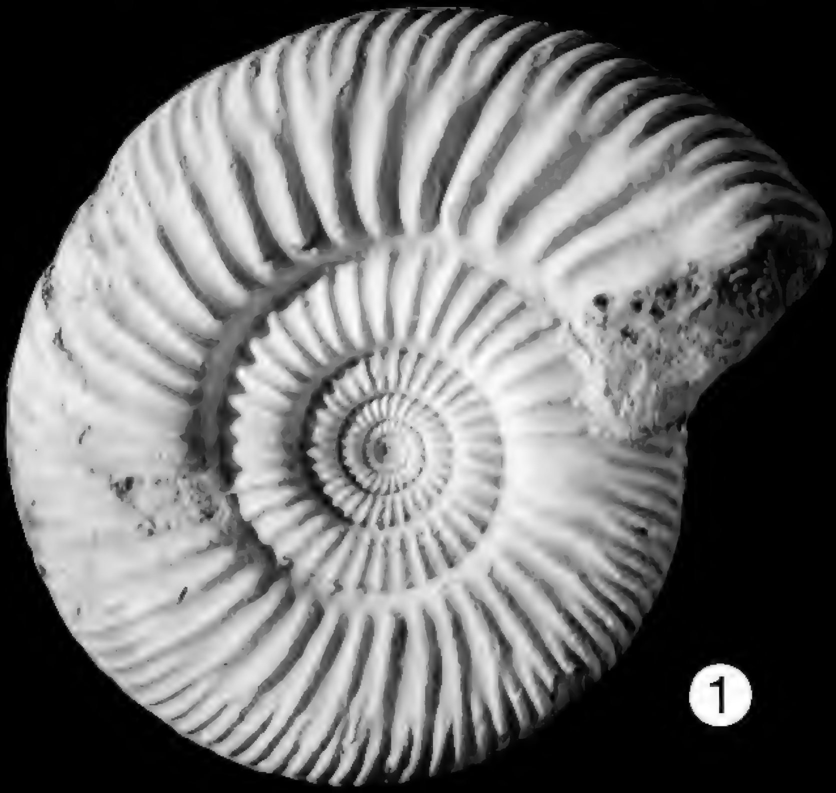
Anschriften der Verfasser:

Volker Dietze, Benzstr. 9, D-73469 Riesbürg.
E-mail: v.dietze@t-online.de.
Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert@gmx.de.

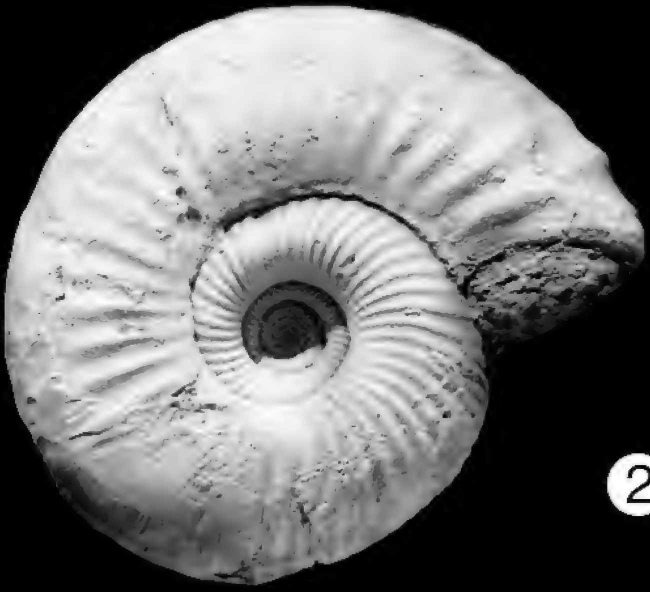
Tafel 1

Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) pachypleura* BUCKMAN [m]. Röttingen, Oolithkalk-Formation, Parkinsonien-Oolith, Top von Schicht 3 (vgl. Abb. 2); Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, *convergens*-Horizont; leg. V. DIETZE. SMNS Inv.-Nr. 64263/1. – x1.

Fig. 2. *Bullatimorphites (Rugiferites) sofanus* (BOEHM) [M]. Röttingen, Oolithkalk-Formation, Varians-Oolith, Schicht 4 (vgl. Abb. 2); Mittel-Bathonium, vermutlich Progracilis-Zone; leg. V. DIETZE. SMNS Inv.-Nr. 64265. – x1.



1



2

Tafel 2

Ammoniten aus der Oolithkalk-Formation (Bathonium) von Röttingen und Sengenthal.

Fig. 1. *Tulites cadus* Buckman [M]. Röttingen, Varians-Oolith, Schicht 4 (vgl. Abb. 2); Mittel-Bathonium, Subcontractus-Zone; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 63188. a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x0,75.

Fig. 2. *Polysphinctites polysphinctus* Buckman [m]. Röttingen, Parkinsonien-Oolith, Top von Schicht 3 (vgl. Abb. 2); Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, *convergens*-Horizont; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 64263/2. – x1.

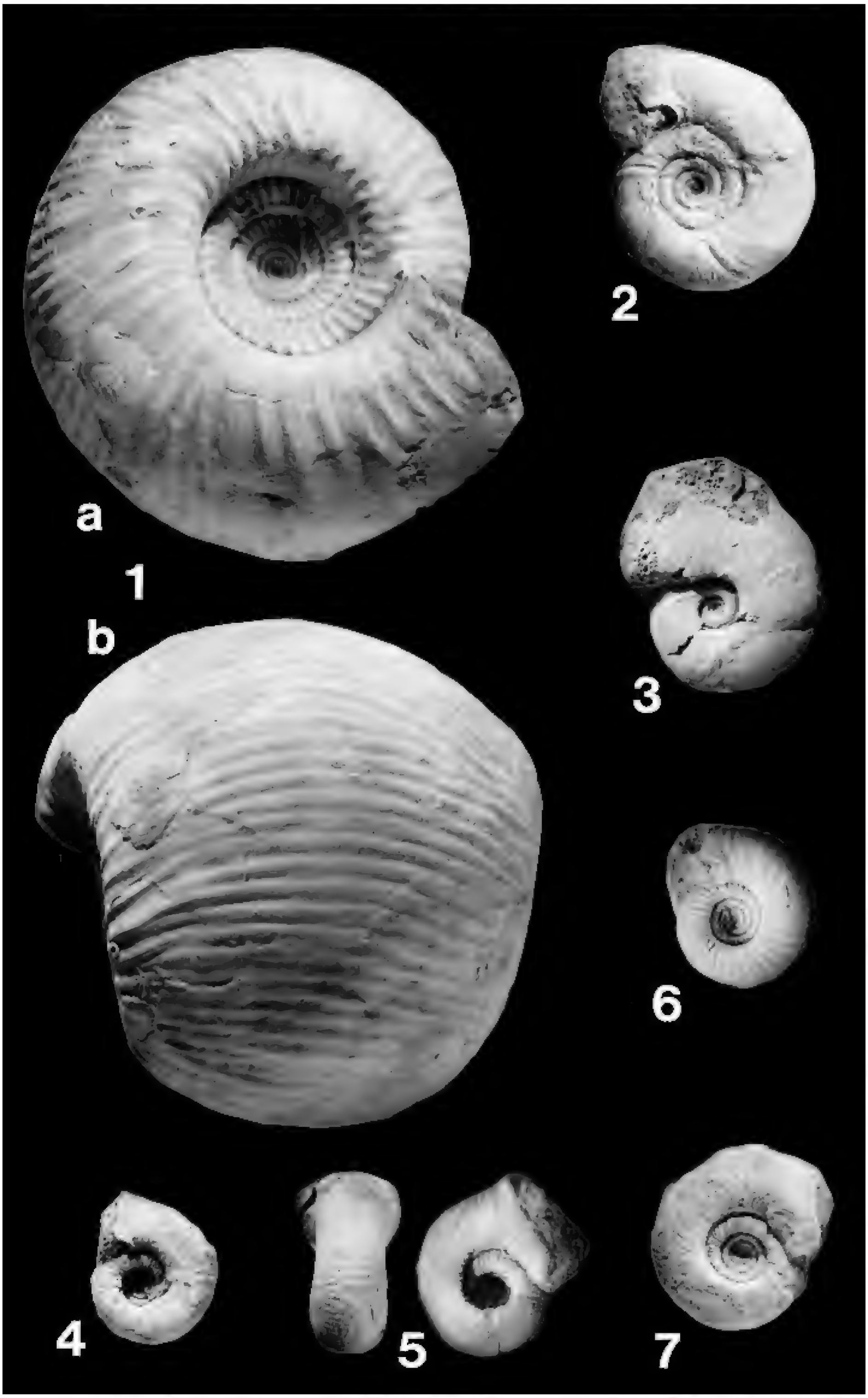
Fig. 3. *Lissoceras psilodiscus* (Schloenbach) [M]. Röttingen, Parkinsonien-Oolith, Top von Schicht 3 (vgl. Abb. 2); Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, *convergens*-Horizont; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 64263/3. – x1.

Fig. 4. *Sphaeroptychius* sp. [m]. Röttingen, Varians-Oolith, Schicht 4 (vgl. Abb. 2); Mittel-Bathonium; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 64266. – x1.

Fig. 5. *Sphaeroptychius marginatus* (Lissajous) [m]. Sengenthal, Varians-Oolith, Schicht 12 im Profil nach Callomon et al. 1987; Mittel-Bathonium; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 63065. – x1.

Fig. 6. *Trolliceras reuteri* (Arkell) [m]. Röttingen, Varians-Oolith, Schicht 4 (vgl. Abb. 2); Mittel-Bathonium, Subcontractus-Zone; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 64271. – x1.

Fig. 7. *Trolliceras reuteri* (Arkell) [m]. Sengenthal, Varians-Oolith, Schicht 12 im Profil nach Callomon et al. 1987; Mittel-Bathonium; leg. V. Dietze. SMNS Inv.-Nr. 64270. – x1.


a
1
b
2
3
6
4
5
7

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 285	25 S., 5 Taf., 1 Abb.	Stuttgart, 27. 6. 2000

Herrn Prof. Dr. FRANK WESTPHAL, Tübingen, zum 70. Geburtstag gewidmet

Die Panzerkrebse der Familie Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen

Lobsters of the family Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Swabian Alb) and from Franconia

Von Günter Schweigert, Gerd Dietl, Stuttgart,
und Martin Röper, Solnhofen

Mit 5 Tafeln und 1 Abbildung

Abstract

Six species of the lobster family Erymidae are described from the Late Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone (SW Germany), one of which, *Eryma westphali* n. sp., is new. The latter is very close to the Franconian species *Eryma veltheimi* (MÜNSTER). *E. veltheimi* (MÜNSTER), hitherto only known by the holotype, is reported from the lithographic limestone of Brunn in Eastern Bavaria (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Subeumela Subzone). The validity of two species from Nusplingen (*Eryma punctatum*, *E. major*) published by OPPEL (1861, 1862), both based on single fragmentary specimens, is underlined by new material. *Eryma major* OPPEL is included in the genus *Erymastacus* BEURLEN, which is separated from *Eryma* v. MEYER because of its characteristic shape of the first pereiopods. The Nusplingen species *Eryma fraasi* OPPEL, *Palaeastacus solitarius* OPPEL, and the strange *Pustulina suevica* QUENSTEDT are recognized to by synonyms, so that *Phlyctisoma* BELL, 1883 now becomes a younger synonym of *Pustulina* QUENSTEDT, 1857.

Zusammenfassung

Die im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) auftretenden sechs Arten der Familie Erymidae werden beschrieben. Die Berechtigung zweier von OPPEL (1861, 1862) anhand fragmentarischer Einzelfunde aufgestellter Arten (*Eryma punctatum*, *E. major*) wird durch

Neufunde unterstrichen. Die Art *Eryma westphali* n. sp. wird neu beschrieben; sie wurde bisher nur im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesen und steht der fränkischen Art *E. veltheimi* (MÜNSTER) nahe. *E. veltheimi* (MÜNSTER) war bisher nur im Holotypus bekannt und wird nun aus dem Plattenkalk von Brunn in Ostbayern (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Subeumela-Subzone) vorgestellt. *Eryma major* OPPEL ist zur Gattung *Erymastacus* BEURLEN zu stellen, welche sich von *Eryma* v. MEYER im Bau der vorderen Pereiopoden signifikant unterscheidet. Die Arten *Eryma fraasi* OPPEL und *Palaeastacus solitarius* OPPEL werden als synonym mit der bisher nur unzureichend bekannten Art *Pustulina suevica* QUENSTEDT erkannt. Als Folge wird die Gattung *Phlyctisoma* BELL, 1863 zu einem jüngeren Synonym von *Pustulina* QUENSTEDT, 1857.

1. Einleitung

Der seit dem ersten Drittel des vergangenen Jahrhunderts bekannte Nusplinger Plattenkalk auf dem Westerberg bei Nusplingen (GK 25 Blatt 7918 Meßstetten, SCHWEIZER et al. 1994) stellt das einzige fossilführende Plattenkalk-Vorkommen des Schwäbischen Jura dar. Seit 1993 finden Grabungen durch das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart statt, deren zahlreiche Neufunde an Krebsen Anlaß zu der vorliegenden Studie gaben. Über die Grabungen wird jährlich fortlaufend berichtet (DIETL et al. 1998, 1999, dort weitere Literatur). Die umfangreiche Literatur über Geologie und Fossilfunde dieses Vorkommens wurde von SCHWEIGERT (1997) zusammengestellt. Das Alter des Nusplinger Plattenkalks konnte anhand seiner Ammonitenfauna in die mittlere Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgium datiert werden (SCHWEIGERT 1998; SCHWEIGERT & ZEISS 1999). Der Nusplinger Plattenkalk ist damit älter als die bekannten Plattenkalke der südlichen Frankenalb von Solnhofen und Eichstätt, die im älteren Tithonium (Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone) abgelagert wurden.

Nach den Ammoniten, deren Kieferelementen (Aptychen) und Belemnitenrostren gehören Crustaceen zu den häufigsten Invertebraten im Nusplinger Plattenkalk. Nusplinger Krebsfunde wurden bereits von v. MEYER (1854), O. FRAAS (1855), QUENSTEDT (1857) und OPPEL (1861, 1862) bearbeitet. Eine moderne Übersicht über diese Tiergruppe fehlt jedoch bislang für den Nusplinger Plattenkalk. Eine Revision der Familie Erymidae liegt zwar für den Solnhofener Plattenkalk bereits vor (FÖRSTER 1966), doch wurden darin die Nusplinger Funde nicht speziell behandelt. Die wenigen vorliegenden Altfunde können nun durch neues Material aus den aktuellen Grabungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart ergänzt werden. Sämtliche Krebsfunde dieser Familie stammen aus dem Hauptvorkommen des Nusplinger Plattenkalks, der sogenannten „Westerberg-Wanne“ (DIETL et al. 1998). Sie sind dort über nahezu das gesamte Profil verteilt, ohne daß sich auffällige Fundhäufungen feststellen ließen, abgesehen vielleicht von einer etwas größeren Häufigkeit in den tieferen Plattenkalk-Schichten.

Panzerkrebse sind Bodenbewohner und gehören daher nicht zu den typischen Crustaceen in Plattenkalk-Biotopen, die sich vielmals durch fehlendes Benthos auszeichnen. Wenn man dennoch häufiger Panzerkrebse in Plattenkalken findet, so handelt es sich in aller Regel um Individuen, die aus einem anderen Biotop stammen und durch zufällige Ereignisse in die Plattenkalk-Fazies geraten sind. Am häufigsten handelt es sich um verdriftete Häutungshemden (Exuvien). Autochthone Funde benthonisch lebender Krebse sind hingegen außerordentlich selten. Bis jetzt liegt aus dem Nusplinger Plattenkalk nur eine einzelne Exuvie des grabenden Krebses *Gly-*

phaea aus einer Schicht vor, die auch *Thalassinoides*-Bauten führt, so daß man diese Art wohl als Erzeuger dieser Bauten ansehen kann (Schweigert 1998). Die in den Bank- und Schwammkalken Süddeutschlands sonst so häufigen Maskenkrebse (Prosoponiden) fehlen im Nusplinger Plattenkalk vollständig. Diese waren im Unterlager des Nusplinger Plattenkalks, und zwar besonders im Verzahnungsbereich von Liegenden Bankkalken mit Schwamm-Mikrobenriffen, noch vorhanden und verschwanden erst mit dem Einsetzen der Plattenkalk-Sedimentation.

Engel (1908) stellte in seiner Fossilliste des Nusplinger Plattenkalks auch die Krebsarten zusammen. In dieser Auflistung erscheinen jedoch auch Artnamen, die uns nur von fränkischen Plattenkalken her bekannt sind, nicht jedoch aus dem Material des Nusplinger Plattenkalks. Ganz offensichtlich kam es wiederholt, wie auch bei vielen anderen Fossilgruppen, zu Verwechslungen der Fundorte. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß ein Teil der Altfunde aus der O. Fraas'schen Sammlung nicht mehr vorhanden ist. Neben den unten beschriebenen Arten der Gattungen *Eryma, Erymastacus* und *Pustulina* konnten bisher die folgenden Decapoden-Taxa im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesen werden:

Antrimpos aff. *speciosus* Münster, *Dusa monocera* Münster, *Coleia longipes* (O. Fraas), *Palaeopentacheles roettenbacheri* (Münster), *Aeger* aff. *tipularius* (Schlotheim), *Palinurina* sp., *Hefriga* cf. *serrata* Münster, *Udora* sp., *Glyphaea pseudoscyllarus* (Schlotheim), *Cycleryon* cf. *propinquus* (Schlotheim), *Cycleryon spinimanus* (Germar), *Sculda spinosa* Kunth, *Naranda anomala* Münster.

Schon diese Zusammenstellung zeigt, daß die Krebsfauna des Nusplinger Plattenkalks von derjenigen untertithonischer Plattenkalke der Südlichen Frankenalb (Solnhofener Plattenkalk) etwas abweicht. Dies gilt um so mehr, wenn man die zahlenmäßigen Anteile der einzelnen Arten betrachtet. Im Nusplinger Plattenkalk dominieren bei weitem die Großgarnelen einer *Antrimpos speciosus* nahestehenden neuen Art, zu denen sich in einigen Lagen *Dusa*, *Hefriga* und Eryoniden gesellen. Die anderen Arten sind meist nur durch einzelne Belegstücke nachweisbar. Trotz einiger mutmaßlich gemeinsamer Arten – vergleichende feinmorphologische Detailuntersuchungen wurden bislang allerdings noch nicht angestellt – sind auch solche vertreten, die bisher nur aus dem Nusplinger Plattenkalk bekannt sind, wie die eigentümliche *Coleia longipes* (O. Fraas), vgl. Schweigert & Dietl 1999. Umgekehrt fehlen andere für den Solnhofener Plattenkalk typische Arten wie *Mecochirus longimanatus* (Schlotheim) im Nusplinger Plattenkalk vollkommen.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
v. o.	von oben

Dank

Wir danken den Präparatoren M. Kapitzke und M. Rieter für die meisterhafte Präparation der bei den neuen Grabungen im Nusplinger Plattenkalk geborgenen Krebsreste. Frau M. Rothgaenger (Kallmünz) und Herrn A. Böttcher (Regenstauf) danken wir für ihren unermüdlichen Einsatz bei der Grabung in Brunn. Frau Dr. E. Pietrzeniuk (Berlin) sowie die Herren H. Leich (Bochum), Dr. A. Liebau (Tübingen), und Dr. G. Schairer (München) ermöglichten freundlicherweise den Vergleich von umfangreichem Sammlungsmaterial aus oberjurassischen Plattenkalken und die Ausleihe ausgewählter Stücke. Frau R. Harling erledigte in gewohnter Qualität den überwiegenden Teil der anfallenden Fotoarbeiten. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für ihre großzügige finanzielle Unterstützung der Nusplinger Grabung und deren Auswertung (Projekt DI 680/1).

2. Die Krebse der Familie Erymidae im Nusplinger Plattenkalk

In der Krebsfauna des Nusplinger Plattenkalks gehören Panzerkrebse zu den Seltenheiten. Einige Funde aus der Mitte des 19. Jahrhunderts wurden von Oppel (1861, 1862) beschrieben. Beurlen (1928) berücksichtigte lediglich Funde, die nicht aus Plattenkalken, sondern aus der normalen Bankkalk-Fazies des Weißjuras stammten. Die ebenfalls nur aus Bank- oder Schwammkalken bekannten Prosoponiden wurden von Wehner (1988) einer Revision unterzogen. Die Gattung *Eryma* und einige weitere Gattungen wurden bereits von Förster (1966) revidiert. Er befaßte sich dabei nahezu ausschließlich mit Funden aus Plattenkalken der Südlichen Frankenalb und bezog die von Oppel beschriebenen Reste aus Nusplingen nur ganz am Rande mit in seine Betrachtungen ein. Obwohl Oppel (1862) bereits recht umfangreiches Material (80 Stücke) der Art *Eryma modestiforme* vorgelegen hatte, hielt er dennoch den Einzelfund einer isolierten Schere aus dem Nusplinger Plattenkalk davon artlich getrennt. Förster (1966) bezog diese Art kommentarlos in seine Synonymie von *E. modestiforme* ein, wobei er die zugrundeliegenden Stücke immerhin selbst in Augenschein genommen hatte. Ähnliches gilt für weitere von Oppel auf Stücke aus dem Nusplinger Plattenkalk begründete Arten. Durch einige Neufunde sowie bislang unberücksichtigt gebliebene Altfunde aus dem Nusplinger Plattenkalk bot sich jetzt die Gelegenheit, diese Zuweisungen kritisch zu überprüfen und eine Übersicht über die Familie Erymidae im Nusplinger Plattenkalk zu geben.

3. Systematik

Ordnung Decapoda Latreille, 1803
Unterordnung Astacidea Latreille, 1803
Familie Erymidae van Straelen, 1924

Gattung *Eryma* von Meyer, 1840

Typusart: *Glyphaea modestiformis* Schlotheim.

Bemerkung. – Der von v. Meyer (1840) eingeführte Gattungsname *Eryma* leitet sich vom griechischen Wort τo ἔρυμα (= die Schutzwehr, Befestigung) ab, das Neutrum und nicht Femininum ist. Bei sämtlichen bisherigen Bearbeitungen wurden die Endungen der Artnamen fälschlicherweise in der femininen Form gebraucht.

Eryma modestiforme (Schlotheim)

Taf. 1, Fig. 1–5; Abb. 1a

v *1822 *Macrourites modestiformis.* – Schlotheim, S. 29, Taf. 2, Fig. 3.
v 1855 *Astacus modestiformis.* – Fraas, S. 94.
v 1855 *Glyphaea Veltheimi* M. – Fraas, S. 94, pars.
1857 *Glyphaea modestiformis.* – Quenstedt, S. 807, Taf. 99, Fig. 29. – [Verschollen]
1862 *Eryma modestiformis* Schloth. spec. – Oppel, S. 33, Taf. 6, Fig. 5–8.
v 1908 *Eryma veltheimi.* – Engel, S. 470.

v ?1965 *Eryma modestiformis* (Schlotheim 1822). – Förster, S. 138, Taf. 2, Fig. 5.
v 1966 *Eryma modestiformis.* – Förster, S. 118, Taf. 16, Fig. 8, ? Fig. 9; Taf. 17, Fig. 1. – [Synonymie wird nicht übernommen]
1994 *Eryma modestiformis.* – Frickhinger, S. 118, Abb. 201–202.
v 1996 *Eryma.* – Röper et al., Fig. 90.
v 1997 *Eryma elongata* Münster. – Dietl et al., Taf. 2, Fig. 2.
v 1998a *Eryma modestiformis.* – Röper & Rothgaenger, S. 50, Fig. 74, Taf. 1, Fig. 86.

Untersuchtes Material: 9 Belegstücke aus dem Nusplinger Plattenkalk; über 30 Vergleichsstücke aus dem Solnhofener Plattenkalk von Eichstätt (Unter-Tithonium).

Beschreibung. – Die vorderen Pereiopoden tragen Scheren mit schwach, vor allem an der Basis bezahnten, vergleichsweise grazilen Scherenfingern (Abb. 1a). Die Größe der beiden Scheren eines Individuums kann eine leichte Asymmetrie aufweisen (vgl. Förster 1966, Tab. 1). Bei den Nusplinger Belegstücken ist diese jedoch sehr gering. Die Merkmale des Cephalothorax sind gegenüber anderen Arten der Gattung nicht diagnostisch verwertbar. Gegenüber *E. punctatum* ist der Propodus schlanker, aber gröber bepustelt.

Juvenile Exemplare werden manchmal als *E. elongatum* (Münster) abgetrennt, doch zeigen zumindest die Nusplinger Stücke keine signifikanten Merkmalsunterschiede *zu E. modestiforme*. Förster (1966: 132) deutete *Eryma elongatum* auch als juveniles Stadium von *Palaeastacus fuciformis*, wogegen jedoch die völlig fehlende knotige Scherenornamentierung spricht.

Eryma punctatum Oppel

Taf. 2, Fig. 1–5; Abb. 1b

v 1855 *Glyphaea Veltheimi.* – Fraas, S. 94 pars.
v *1861 *Eryma punctata* Opp. – Oppel, S. 359.
v 1862 *Eryma punctata* Opp. – Oppel, S. 38, Taf. 8, Fig. 4.
v 1908 *Eryma punctata* Opp. – Engel, S. 470.
v 1928 *Eryma punctata* Oppel. – Beurlen, S. 164.
v non 1966 *Eryma modestiformis* (Schlotheim), 1822. – Förster, S. 118f.
v 1999 *Eryma punctata.* – Dietl & Schweigert, Abb. 42.
v 1999 *Eryma punctata* Oppel. – Dietl et al., Taf. 3, Fig. 1.

Untersuchtes Material: Drei isolierte Scheren (Holotypus, 1 Alt- und 1 Neufund) sowie ein Cephalothoraxfragment mit beiden Scherenarmen (Neufund) aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Beschreibung. – Der Vorderrand des Cephalothorax läuft pfeilförmig in einen gesägten Sporn aus. Gegenüber *E. modestiforme* besitzen die Scherenballen von *E. punctatum* nicht nur eine größere Breite und eine feinere Ornamentierung, sondern insbesondere auch eine abweichende Bezahnung und plumpere Ausbildung der Scherenfinger (Abb. 1b). Das vollständigste Fundstück (Taf. 2, Fig. 3) zeigt, daß die Scherengröße asymmetrisch sein kann. Eine schwache Asymmetrie konnte Förster (1966) auch bei *Eryma modestiforme* nachweisen, doch ist der Größenunterschied zwischen beiden Scheren dort im allgemeinen weniger stark ausgeprägt. *E. punctatum* läßt sich bereits in juvenilem Zustand (Taf. 2, Fig. 5) leicht an der Scherenform von *E. modestiforme* unterscheiden.

Eryma westphali n. sp.

Taf. 3, Fig. 1–3

v 1857 *Glyphaea Veltheimi.* – QUENSTEDT, S. 807, Taf. 100, Fig. 1.
v 1966 *Eryma modestiformis* (SCHLOTHEIM), 1822. – FÖRSTER, S. 118 pars.

Holotypus: Orig. zu Taf. 3, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 24227 (leg. O. KLAIBER 1865).

Locus typicus: Nusplingen, Westerberg.

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Schicht C nach ALDINGER 1930; Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Prof. Dr. FRANK WESTPHAL (Tübingen), der die Erinnerung an die Fossillagerstätte Nusplinger Plattenkalk wissenschaftlich wachhielt, anläßlich seines 70. Geburtstags.

Material: 2 Exemplare, darunter das schlecht erhaltene Original zu QUENSTEDT (1857) und 2 Scherenfragmente.

Vorkommen: Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone).

Diagnose. – Art der Gattung *Eryma*, deren vordere Pereiopoden lange, schlanke, mit völlig unbezahnten Scherenfingern versehene Propoditen tragen.

Beschreibung. – Der Holotypus besteht aus einem von der Dorsalseite her freigelegten, leicht schräg eingebetteten, nahezu vollständigen Individuum. Der Cephalothorax besitzt eine Länge von 32 mm (in der Symmetrieebene gemessen) bei einer rekonstruierten Breite von 30 mm. Die Cephalothoracal-Furchen sind gut entwickelt und unterscheiden sich nicht signifikant von denen bei *E. modestiforme* (SCHLOTHEIM). Postcervical- und Branchiocardiacal-Furche verlaufen parallel zueinander. Die Oberflächenskulptur besteht im vorderen Teil aus sehr feinen Pusteln, hinter der Branchiocardiacal-Furche finden sich an Stelle der Pusteln eher feine Grübchen. Der Cephalothorax läuft vorne in ein Rostrum aus. Der Seitenrand des Rostrums ist bedornt. Die Antennen sind nur auf der rechten Körperseite partiell erhalten. Das vordere Pereiopodenpaar trägt glatte, unbezahnte Scheren. Beide Scherenfinger sind ungefähr 11 mm lang. Die Länge der stark verdrückten, nicht bepustelten Propoditen beträgt – ohne die Scherenfinger gemessen – 16,5 mm, die maximale Breite 6 mm. Der sich proximal anschließende Scaphopodit ist knapp 5 mm lang und 4,5 mm breit. Dem Körper näherliegende Extremitätenabschnitte werden durch den Cephalothorax verdeckt.

Die zweiten und dritten Pereiopoden tragen kurze, unbezahnte Scheren, die vierten und fünften sind achelat und enden jeweils in einem Dorn.

Das Abdomen läßt fünf nicht skulpturierte Segmente erkennen. Das sechste Segment mit dem Telson ist umgeschlagen. Auf der linken Körperseite erkennt man die nach vorne gerichteten Uropoden, welche eine gerade Diäresis aufweisen. Die Gesamtlänge des Tiers ohne die Scherenarme beläuft sich auf etwa 6 cm. Die mit 19 mm deutlich längeren isolierten Scherenfinger eines weiteren Exemplars (Taf. 3, Fig. 3) belegen, daß die Art *E. westphali* n. sp. noch größer werden konnte als der Holotypus.

Vergleiche. – *Eryma westphali* n. sp. kann bei Erhaltung der charakteristischen vorderen Pereiopoden mit keiner anderen aus oberjurassischen Plattenkalken bekannten *Eryma*-Art außer mit *E. veltheimi* (MÜNSTER) verwechselt werden, deren Scherenfinger jedoch noch von einzelnen Zähnen besetzt sind.

Der Cephalothorax von *E. westphali* n. sp. unterscheidet sich nicht signifikant von demjenigen anderer Erymiden-Arten, so daß eine sichere Bestimmung isolierter Panzer ohne Extremitäten praktisch nicht möglich erscheint.

Isolierte Scheren von *E. westphali* n. sp. erinnern etwas an solche der oberjurassischen Crustaceen-Gattung *Stenochirus*, doch sind bei letzterer die Scherenfinger bedornt.

Bemerkung. – Im Nusplinger Plattenkalk besitzen neben *Eryma westphali* n. sp. auch die Decapodenarten *Coleia longipes* (O. Fraas) und *Dusa monocera* Münster unbezahnte, pinzettenartig gestaltete Scheren, was auf eine ähnliche Ernährungsweise bzw. eine konvergente Anpassung an ähnliche Biotope zurückzuführen sein dürfte.

Eryma veltheimi (Münster)

Taf. 4, Fig. 1–3, Abb. 1c

v *1838 *Glyphaea Veltheimi.* – Münster, Taf. 10, Fig. 1.
v non 1855 *Glyphaea Veltheimi.* – Fraas, S. 94.
v non 1857 *Glyphaea Veltheimi.* – Quenstedt, S. 807, Taf. 100, Fig. 1 [= *E. westphali* n. sp.].
v 1861 *Eryma Veltheimi* Münst. – Oppel, S. 358.
v 1862 *Eryma Veltheimi* Münst. spec. – Oppel, Taf. 7, Fig. 5.
v 1996 *Eryma.* – Röper et al., Abb. 91.

Holotypus: Orig. zu Münster 1838, BSPM Inv.-Nr. AS VII 186, hier erstmals fotografisch abgebildet.

Untersuchtes Material: Holotypus und 1 Neufund.

Beschreibung. – Vgl. Oppel 1862: 36. Eine Nachuntersuchung des Holotypus von *E. veltheimi* (Münster) (Taf. 4, Fig. 2–3) ergab eine vollständige Übereinstimmung mit einem Neufund aus dem ostbayerischen Plattenkalk von Brunn (Taf. 4, Fig. 1), so daß nun ein zweites Stück dieser Art vorliegt. Die Einbeziehung der Art *E. veltheimi* in *E. modestiforme* durch Förster (1966) muß aufgrund der längeren, schlankeren und deutlich schwächer skulpturierten Scherenballen beim ersten Pereiopodenpaar von *E. veltheimi* entschieden zurückgewiesen werden. Die Scherenballen von *E. westphali* n. sp. sind schlanker als diejenigen von *E. veltheimi*; außerdem sind die Scherenfinger bei letzterer von einzelstehenden Zähnen besetzt, was allerdings erst bei der Detailuntersuchung unter dem Binokular deutlich wird (Abb. 1c). Der Cephalothorax bietet hingegen keine signifikanten Unterscheidungsmerkmale beider Arten.

Bemerkungen. – Als Fundort des Holotypus von *E. veltheimi* gab Münster (1839) das Steinbruchrevier von Eichstätt an, doch handelt es sich bei dem Gestein um einen biodetritischen Flinz vom Typ Kieselplattenkalk (Röper 1998: 204). Die dunklen, etwas bituminösen Kalkplatten, in denen Positiv und Negativ eingebettet sind, weisen eine rauhe, gekörnelte Gesteinsoberfläche auf. Eine Herkunft aus dem Solnhofener Plattenkalk ist deswegen ebenso sicher auszuschließen wie eine solche aus den untertithonischen lithographischen Plattenkalken von Painten. Auch von den feingeschichteten, detritischen Platten im Ober-Kimmeridgium-Kieselplattenkalk von Painten weicht das Gestein aufgrund seiner fehlenden Feinschichtung ab, weswegen auch eine Herkunft aus dem Paintener Gebiet mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden kann. Faziesvergleiche mit anderen Fossilfunden aus der Kelheimer Gegend ergaben als wahrscheinlichsten Fundort den Steinbruch am Kapfelberg mit seinen charakteristischen allodapischen Kalken – eine Parallele zum Nusplinger Vorkommen – der nicht wie früher angenommen in das Unter-Tithonium (Schairer & Lupu 1969), sondern in das Ober-Kimmeridgium einzustufen ist. Der biodetrische Plattenkalk am Kapfelberg wird von Platten-

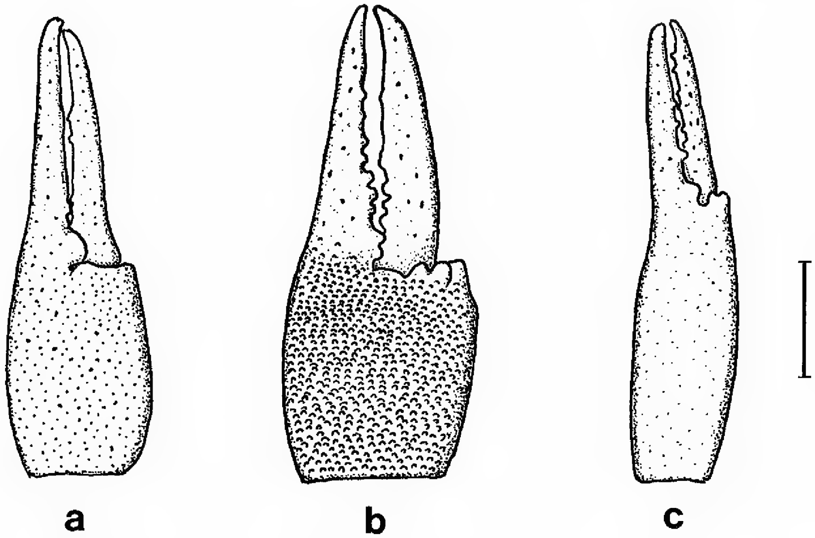


Abb. 1. Vergleich der Scherenbezahnung von a) *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM), b) *Eryma punctatum* OPPEL und c) *Eryma veltheimi* (MÜNSTER). – Maßstab für a: 0,5 cm, b, c: 1 cm.

kalken in der Fazies des Brunner Plattenkalks überlagert. Über das Plattenkalk-Vorkommen von Brunn, von wo der Neufund herstammt, wurde von RÖPER et al. (1996) sowie von RÖPER & ROTHGAENGER (1998b) ausführlich berichtet. Es kann aufgrund seiner Ammonitenfauna in die Subeumela-Subzone des Ober-Kimmeridgiums datiert werden und ist damit noch älter als der Nusplinger Plattenkalk, jedoch ungefähr gleichaltrig mit dem Kapfelberger Vorkommen.

Gattung *Erymastacus* BEURLEN, 1928

Typusart: *Glyphaea ornati* QUENSTEDT.

Bemerkungen. – GLAESSNER (1969: 626) folgte der Auffassung von FÖRSTER (1966) und bezog die von BEURLEN (1928) abgetrennte Gattung *Erymastacus* wieder in die Gattung *Eryma* ein. Aufgrund des eigentümlichen Baues der Scherenfinger halten wir die Abtrennung jedoch für gerechtfertigt, zumal eine ganze Reihe von Arten dieses Merkmal aufweisen.

Erymastacus major (OPPEL)

Taf. 3, Fig. 4–5

v *1861 *Eryma major* OPP. – OPPEL, S. 358.
v 1862 *Eryma major* OPP. – OPPEL, S. 37, Taf. 8, Fig. 3.
v 1908 *Eryma major* OPP. – ENGEL, S. 470.
v 1928 *Erymastacus Babeaui* (ETALLON). – BEURLEN, S. 175 pars.
v 1966 *Eryma modestiformis* (SCHLOTHEIM), 1822. – FÖRSTER, S. 118 pars.
v 1968 unbekannter Krebs. – LEICH, Abb. auf S. 77.

Untersuchtes Material: Holotypus und 2 Neufunde von Scheren aus dem Nusplinger Plattenkalk, 1 nahezu vollständiges Stück von Otterzhofen (Unter-Tithonium, Rueppellianum-Subzone; Fossilium im Tierpark Bochum, Coll. H. LEICH), 1 isolierte Schere aus dem oberen Weißjura (Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone) von Bernstadt bei Ulm (GPIT, ohne Nr., vgl. BEURLEN 1928: 175).

Beschreibung. – Beide Scherenfinger sind am distalen Ende eingekrümmt und ebenso wie der Scherenballen von groben Pusteln bedeckt. Die gleichartigen Zähne, die auf der OPPEL'schen Zeichnung des Holotypus nicht dargestellt wurden, stehen in weitem Abstand zueinander.

Bemerkungen. – Der Holotypus von *Eryma major* OPPEL wurde von FÖRSTER (1966) als zu einem besonders großen Individuum von *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM) gehörig angesehen. Dabei übersah er jedoch die ungewöhnliche Länge der Scherenfinger in Bezug zum Scherenballen und insbesondere auch deren völlig andersartige Bezahnung. In diesen Merkmalen ähnelt *Eryma major* OPPEL der im selben Jahr aufgestellten Art *Erymastacus babeaui* (ETALLON), deren Holotypus, eine isolierte Schere aus dem Kimmeridgium von Boulogne, verschollen ist. Bei letzterer ist der Scherenballen im Verhältnis zu den Scherenfingern deutlich kürzer. Das nahezu komplett erhaltene, von LEICH (1968) ohne Bestimmung publizierte Exemplar von *Erymastacus major* wurde von FÖRSTER nicht in seine Bearbeitung der Erymiden einbezogen, obwohl es Klarheit über die Berechtigung der Gattung *Erymastacus* BEURLEN gegeben hätte. Der OPPEL'sche Holotypus stellt ein relativ kleines Individuum dieser großwüchsigen Art dar.

Gattung *Pustulina* QUENSTEDT, 1857
(Syn.: *Phlyctisoma* BELL, 1863)

Typusart: *Pustulina suevica* QUENSTEDT.

Pustulina suevica (QUENSTEDT)
Taf. 5, Fig. 1–3

v 1855 *Glyphaea verrucosa* MÜNSTER. – O. FRAAS, S. 94.
v 1855 *Glyphaea Veltheimi* MÜNSTER. – O. FRAAS, S. 94 pars.
v *1857 *Pustulina Suevica*. – QUENSTEDT, S. 807, Taf. 99, Fig. 30.
v 1861 *Eryma Suevica* QUENST. sp. – OPPEL, S. 359.
v 1861 *Eryma Fraasi* OPP. – OPPEL, S. 359.
v 1862 *Eryma Suevica* QUENST. sp. – OPPEL, S. 38, Taf. 8, Fig. 9.
v 1862 *Eryma Fraasi* OPP. – OPPEL, S. 39, Taf. 9, Fig. 1.
v 1862 *Palaeastacus solitarius* OPP. – OPPEL, S. 46, Taf. 11, Fig. 4.
v 1908 *Eryma suevica* QU. – ENGEL, S. 470.
v 1908 *Palaeastacus solitarius*. – ENGEL, S. 470.
v 1908 *Eryma fraasi* OPP. – ENGEL, S. 470.
v 1928 *Pustulina suevica* QUENST. – BEURLEN, S. 200, Fig. 24a, non Fig. 24b.
v 1966 *Phlyctisoma minuta* (SCHLOTHEIM), 1822. – FÖRSTER, S. 142 pars [Nusplinger Material betreffend].
v 1966 *Palaeastacus fuciformis* (SCHLOTHEIM), 1822. – FÖRSTER, S. 130 pars [Nusplinger Material betreffend].

Untersuchtes Material: Der hier erstmals fotografisch abgebildete Holotypus der Art *Pustulina suevica* war in der Tübinger Sammlung schon vor der Revision von BEURLEN (1928: 200) nicht mehr auffindbar und schien verlorengegangen. OPPEL (1862) hat offenbar das Originalstück nicht selbst untersucht, denn er gab lediglich die Abbildung QUENSTEDTS wieder. Im November 1998 konnte der leicht beschädigte Holotypus überraschenderweise in der Sammlung des GPIT wiedergefunden werden. Das aus kleineren Teilen zusammengeklebte Stück war in zwei Teile zerbrochen, ein kleines weiteres Teilstück fehlte und wurde hier zur Stabilisierung ergänzt.

Weiteres Material liegt in Gestalt eines fast vollständigen Exemplars (= Holotypus von

Eryma fraasi OPPEL), einer isolierten Schere (= Holotypus von *Palaeastacus solitarius* OPPEL) sowie einer stark limonitisch inkrustierten Exuvie aus dem Nusplinger Plattenkalk vor.

Beschreibung. – QUENSTEDTS Originalabbildung gibt die Form des Holotypus von *Pustulina suevica* nicht ganz zutreffend wieder. Das 52 mm lange Fragment eines vorderen linken Pereiopoden besteht aus dem Propoditen, dem Carpopoditen sowie dem Ansatz des Meropoditen. Es ist stark flachgepreßt und konnte einst aufgrund einer Überkrustung durch Eisenoxide nur recht grob von der Unterseite her freipräpariert werden. Die Grenze zwischen Propodit und Carpopodit wurde von QUENSTEDT falsch eingetragen und befindet sich etwa 6 mm weiter distal. Nicht dargestellt wurde außerdem die für die Art äußerst charakteristische große, marginal vor dem Ansatz des freien Scherenfingers befindliche Warze. Die Oberfläche der vorderen Pereiopoden ist dicht, aber regellos von groben, rundlichen Pusteln besetzt. Beide Scherenfinger wiesen auf der Oberseite ebenfalls eine solche Bepustelung auf, die jedoch im Falle des Holotypus bei der Präparation fast völlig zerstört wurde. Die Unterseite der Scherenfinger ist kaum skulpturiert. Scherenballen und Scheren weisen ungefähr dieselbe Länge auf. Eine durchgehende, sägeblattartige Scherenbezahnung ist präparationsbedingt kaum mehr erkennbar. Die hinteren Pereiopoden sind bis auf feine, spärliche Porenöffnungen glatt. Das zweite Antennenpaar ist länger als der Cephalothorax.

Der Cephalothorax ist in ähnlicher Weise wie die Vorderextremitäten von groben Pusteln bedeckt. Umriß und Lage der Furchen, besonders die Ausbildung der Cardiacalregion, entsprechen den von FÖRSTER (1966) dargestellten Verhältnissen bei der Gattung *Phlyctisoma*. Die Postcervicalfurche ist mit der Ventralfurche verbunden. Die kurze, aufgabelnde Gastroorbitalfurche blieb in der Rekonstruktionszeichnung von OPPEL (1862, Taf. 9, Fig. 1) unberücksichtigt. Der bedornte Kopfsporn ist kurz und nach unten eingekrümmt.

Gegenüber der Art *Pustulina minuta* (SCHLOTHEIM) aus dem Solnhofener Plattenkalk ist *P. suevica* QUENSTEDT wesentlich gröber bepustelt. Erstere besitzt auch nicht die typische Warze am Ansatz des Dactylus.

Bemerkungen. – Aufgrund der gegenüber Erymiden scheinbar abweichenden Stellung des Scherenfingers nahm BEURLEN (1928) fälschlicherweise eine Zugehörigkeit von *Pustulina suevica* zu den Brachyura an. Eine ganz entsprechende Orientierung des ersten Pereiopoden weist beispielsweise auch der Holotypus von *Erymastacus major* (OPPEL) auf (vgl. Taf. 3, Fig. 4). Eine weitere Krebsschere aus dem oberen Weißjura (Unter-Tithonium, Hangende Bankkalk-Formation) von Scheer bei Sigmaringen hielt BEURLEN gleichfalls für *P. suevica* zugehörig, obwohl diese wesentlich kürzer ist und die charakteristischen Pusteln völlig vermissen läßt. Die Scherenfinger sind außerdem wesentlich gedrungener. Es dürfte sich hierbei um eine Schere von *Orhomalus* cf. *macrochirus* (ETALLON) handeln. Dieses Stück wurde außerdem fälschlicherweise in der Abbildungsunterschrift als Fund aus dem Nusplinger Plattenkalk angegeben.

FÖRSTER (1966) ordnete die beiden ihm vorliegenden Belegstücke aus dem Nusplinger Plattenkalk, die Holotypen von *Eryma fraasi* und *Palaeastacus solitarius*, zwei unterschiedlichen Gattungen zu, erkannte aber die Zugehörigkeit des vollständigeren Stücks zur Gattung *Phlyctisoma* BELL, 1863, die sich nunmehr jedoch als jüngeres Synonym von *Pustulina* QUENSTEDT, 1857, erweist. Die von GLAESSNER (1969: 626) für *Phlyctisoma* gegebene Diagnose gilt entsprechend für *Pustulina*.

Erymidae gen. et sp. indet.

Taf. 5, Fig. 4

v 1855 *Glyphaea Veltheimi* Münster. – Fraas, S. 94 pars.

Untersuchtes Material: 1 isolierte Schere aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Beschreibung. – Der Scherenballen ist bei dieser Art im Verhältnis zu den Scherenfingern auffällig schlank und nahezu glatt. Die Scherenbezahnung besteht aus vereinzelten, in weitem Abstand stehenden Zähnen, ganz ähnlich wie bei der Gattung *Erymastacus*. Bei letzterer ist jedoch die Oberfläche des Scherenballens stark bepustelt und außerdem deutlich breiter.

Bemerkungen. – Der vorliegende Altfund aus dem Nusplinger Plattenkalk, eine isolierte Schere aus der Sammlung von O. Fraas, stimmt mit keiner der oben beschriebenen Arten überein. Die Schere wurde von Oppel (1861, 1862) in seiner ansonsten ausführlichen Bearbeitung des damals vorhandenen Nusplinger Materials nicht erwähnt. In anderen Plattenkalk-Vorkommen oder sonstigen oberjurassischen Sedimenten wurde bisher ebenfalls keine vergleichbare Schere gefunden, so daß es sich ohne Zweifel um eine neue Art handelt. Die Scherenmerkmale allein lassen eine sichere Zuordnung zu einer bekannten Gattung nicht zu; allerdings dürfte es sich um einen Vertreter der Familie Erymidae handeln.

Die von Oppel (1862: 42) erwähnten drei Exemplare von „*Eryma*“(= *Palaeastacus*) *fuciformis* (Schlotheim) aus dem Nusplinger Plattenkalk sind nicht mehr vorhanden. Neufunde dieser Art liegen bis jetzt ebenfalls nicht vor.

4. Zum Lebensraum der Nusplinger Panzerkrebse

Mit Ausnahme der oben erwähnten *Glyphaea*, die im Zusammenhang mit *Thalassinoides*-Bauten gefunden wurde, deutet nichts darauf hin, daß Panzerkrebse zur autochthonen Fauna der Plattenkalk-Fazies gehört haben könnten. Vielmehr ist anzunehmen, daß diese aus benachbarten Faziesräumen stammen. Aus diesem Grund liegen die meisten Reste nicht vollständig vor, sondern als verdriftete Häutungshemden und als isolierte Scheren oder Scherenarme. Letztere dürften durch Freßfeinde eingeschleppt worden sein. Andere Fundstücke bestehen aus mehr oder weniger vollständigen Häutungsexuvien. Die vergleichsweise hohe Diversität läßt auf das Vorhandensein stark differenzierter Biotope schließen, die es verschiedenen Arten einer Gattung ermöglichten, auf vergleichsweise engem Raum zu derselben Zeit nebeneinander zu existieren. Nur eine verschwindend geringe Anzahl davon wurde durch Einbettung in die lebensfeindliche Plattenkalk-Fazies dem organischen Stoffkreislauf entzogen. Sicherlich existierten weitere Biotope auch andernorts, doch wurde die Krebsfauna dort gewöhnlich nicht überliefert.

Die insgesamt geringe Anzahl von Panzerkrebs-Funden erlaubt sicherlich kaum statistische Aussagen bezogen auf deren Verteilung im Profil. Auffällig ist allein die Tatsache, daß vergleichsweise viele Fundstücke, darunter diejenigen von *Erymastacus major* (Oppel), aus den tieferen Plattenkalk-Abschnitten stammen, obwohl die höheren Abschnitte, insbesondere der an sonstigen Krebsfunden reiche Plattenkalk G, wesentlich besser und auf größerer Fläche untersucht worden sind. Panzerkrebse kommen aber auch noch in den oberen Plattenkalkpartien, wie dem Plattenkalk C, vor, der einen sehr hohen Gehalt an Biodetritus aufweist und in diesem Merkmal den tieferen Profilabschnitten ähnelt. Aus dem Plattenkalk des „Großen Kirchbühl“, der noch nicht systematisch durch Grabungen untersucht wurde, liegen bisher noch keine Funde von Panzerkrebsen vor.

Die beschriebenen Arten sind im Nusplinger Plattenkalk als allochthone Faunenkomponente anzusehen, deren Lebensraum in den umgebenden Riffbiotopen zu suchen ist. Ihre Reste kommen im Prinzip auch in anderen Faziesbereichen vor, besitzen aber wegen der dort herrschenden intensiven Bioturbation nur ein sehr geringes Erhaltungspotential. Gegenüber Plattenkalkvorkommen der Südlichen Frankenalb ist die Diversität der Panzerkrebse deutlich höher. Dies ist ohne Zweifel auf die räumliche Nähe der jeweiligen Biotope zum Einbettungsort zurückzuführen. Interessant ist das völlige Fehlen von Vertretern der Familie Prosoponidae. Auch die in altersgleichen Jura-Schichten in der Fazies der Zementmergel-Formation teilweise recht häufigen Scherenreste von Krebsen aus der Gruppe der Thalassinoidea (*Magila*, *Etallonia*, *Palaeopagurus*, vgl. FÖRSTER 1977) konnten im Nusplinger Plattenkalk bisher nicht nachgewiesen werden. Geeignete Biotope für Weichböden bewohnende Krebse dieser Gruppen waren offenbar in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Nusplinger Plattenkalkwannen nicht vorhanden.

5. Evolutionsbiologische versus paläoökologische Unterschiede zwischen Nusplinger und Solnhofener Plattenkalk

Der Vergleich der Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks mit der Ammonitenfauna der Solnhofener Plattenkalke (Oberer Schiefer) ergab erhebliche Unterschiede, die auf eine Altersverschiedenheit zurückzuführen sind. Der Nusplinger Plattenkalk gehört noch in das Ober-Kimmeridgium (Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone), während die Fauna der Oberen Schiefer der Solnhofen-Formation in das Unter-Tithonium zu stellen sind (SCHWEIGERT 1998; SCHWEIGERT & ZEISS 1998). Der Altersunterschied, der absolut betrachtet mehrere 100000 Jahre betragen mag, könnte theoretisch auch bei der Gruppe der Panzerkrebse zu evolutiven Veränderungen geführt haben. Es zeigt sich jedoch, daß solche Veränderungen so gering sind, daß sie zumindest bei einigen der oben bearbeiteten Taxa in den untersuchbaren Hartteil-Merkmalen praktisch nicht zum Ausdruck kommen. Dies zeigt sich beispielsweise in völlig übereinstimmenden Details der Scheren von *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM). Die Erymiden gelten somit zu Recht als eine ausgesprochen konservative Krebsgruppe (FÖRSTER 1966). Die Nusplinger Art *Eryma westphali* n. sp. könnte hingegen phylogenetisch von der sehr nahestehenden, jetzt in der Subeumela-Subzone Ostbayerns nachgewiesenen Art *Eryma veltheimi* (MÜNSTER) abgeleitet werden, wenn man eine Reduktion der Scherenbezahnung und eine Verschlankung des Propoditen annimmt.

Die ausschließlich oder ganz überwiegend im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesenen Arten wie *Pustulina suevica* QUENSTEDT, *Erymastacus major* (OPPEL), *Eryma punctatum* OPPEL und *E. westphali* n. sp. zeigen an, daß hier in der Nachbarschaft des Plattenkalkvorkommens Biotope existiert haben müssen, deren Fauna im eigentlichen Solnhofener Plattenkalk kaum überliefert ist. Solche Arten wären wohl in riffnäheren Ablagerungen eher zu erwarten. Mit *Eryma veltheimi* (MÜNSTER) kommt eine entsprechende Form im Plattenkalk von Brunn und vermutlich am Kapfelberg bei Kelheim tatsächlich ebenfalls in räumlicher Nähe zu solchen randlichen Riffbiotopen vor. Die drei erstgenannten Arten zeichnen sich durch sehr kräftig gebaute Scheren aus, die zum Zerbrechen harter Kalkschalen geeignet erscheinen.

Literatur

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral., Geol., Paläont., B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

BEURLEN, K. (1928): Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. – Palaeontographica, **70**: 115–278, 3 Taf., 26 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., BANTEL, G. & HUGGER, R. (1999): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1998. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **155**: 27–39, 1 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta) der Schwäbischen Alb. – Fossilien, **1995**: 170–174, 9 Abb.; Korb.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ZÜGEL, P. & HUGGER, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **154**: 63–74, 4 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (1999): Nusplinger Plattenkalk. Eine tropische Lagune der Jura-Zeit. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **45**: 1–64, 59 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. XXX+645 S., 6 Taf., 261 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

ETALLON, A. (1861): Notes sur les Crustacées jurassiques du bassin de Jura. – Bull. Soc. Sci. Lettre de la Haute-Sâone, **9**: 129–171, 4 Taf.; Gray.

FÖRSTER, R. (1965): Dekapoden der Neuburger Bankkalke (Mittel-Tithon) von Neuburg an der Donau. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **5**: 137–149, 1 Taf., 3 Abb.; München.

– (1966): Über die Erymiden, eine alte, konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. – Palaeontographica, A, **125**: 61–175, 8 Taf., 37 Abb., 4 Tab.; Stuttgart.

– (1977): Untersuchungen an jurassischen Thalassinoiden (Crustacea, Decapoda). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **17**: 137–156, 1 Taf., 7 Abb.; München.

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

GARASSINO, A. (1996): The family Erymidae VAN STRAELEN, 1924 and the superfamily Glyphaeoidea ZITTEL, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). – Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano, **135**: 333–373, 31 Abb.; Milano.

GLAESSNER, M. F. (1929): Fossilium Catalogus, I. Animalia, 41, Crustacea decapoda. 464 S.; Berlin (Junk).

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

MEYER, H. v. (1840): [Briefliche Mitteilung an Prof. BRONN]. – N. Jb. Mineral., Geogn., Geol. Petrefakten-Kde., **1840**: 587; Stuttgart.

– (1854): Jurasische und Triasische Crustaceen. – Palaeontographica, **4**: 44–55, 2 Taf.; Cassel.

MÜNSTER, G. v. (1839): Decapoda Macroura. Abbildung und Beschreibung der fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. – Beitr. Petrefactenkde., **2**: 1–88, 30 Taf.; Bayreuth.

OPPEL, A. (1861): Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Palaeastacus*, *Magila* und *Etallonia*. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **17**: 355–361; Stuttgart.

– (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 Taf.; Stuttgart.

QUENSTEDT, F. A. (1856–57): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

RÖPER, M. (1998): Die Plattenkalk-Lagerstätten von Solnhofen unter besonderer Berücksichtigung der Oberkimmeridge-Vorkommen bei Brunn/Oberpfalz. – Acta Albertina Ratisbonensia, **50/2**: 201–215, 5 Abb.; Regensburg.

RÖPER, M., ROTHGAENGER, M. & ROTHGAENGER, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn, Landkreis Regensburg. 102 S., 10 Taf., 120 Abb.; Eichendorf bei Landau/Isar (Eichendorf-Verlag).

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1998): Die Plattenkalke von Hienheim, Landkreis Kelheim. 110 S., 8 Taf., 156 Abb.; Eichendorf bei Landau/Isar (Eichendorf-Verlag). – [1998a]

– & – (1998): Zur Altersdatierung und Paläoökologie der Oberjura-Plattenkalke von Brunn/Oberpfalz (Oberes Kimmeridgium). – Acta Albertina Ratisbonensia, **50/2**: 77–122, 6 Taf., 5 Abb.; Regensburg. – [1998b]

SCHAIRER, G. & LUPU, M. (1969): Mikrofazielle Untersuchungen in untertithonischen, geschichteten Kalken von Kapfelberg bei Kelheim in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **9**: 183–199, 2 Taf., 8 Abb.; München.

SCHLOTHEIM, E. F. v. (1822): Nachträge zur Petrefactenkunde, **2**: 1–88, 19 Taf.; Gotha.

SCHWEIGERT, G. (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalks von 1823–1997. – Profil, **11**: 341–349, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1998): Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **262**: 1–47, 9 Taf., 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998b]

SCHWEIGERT, G. & DIETL, G. (1999): Neubeschreibung von „*Eryon longipes* O. FRAAS" (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **274**: 1–19, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G. & ZEISS, A. (1999): *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **211**: 49–73, 6 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIZER, V. (1994), unter Mitarbeit von FRANZ, M., MÜLLER, S. & Münzing, K.: Geol. Kt. Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen Bl. 7819 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg i. Br. & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

WEHNER, G. (1988): Über die Prosoponiden (Crustacea, Decapoda). – Inaugural-Diss. Univ. München. 154 S., 7 Taf., 34 Abb.; München (Selbstverlag).

Anschrift der Verfasser:

Dr. G. Schweigert, Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1,
D – 70191 Stuttgart. E-mail: schweigert@gmx.de
Dr. M. Röper, Bürgermeister-Müller-Museum, Bahnhofstr. 8, D – 97108 Solnhofen.

Tafeln

Tafel 1

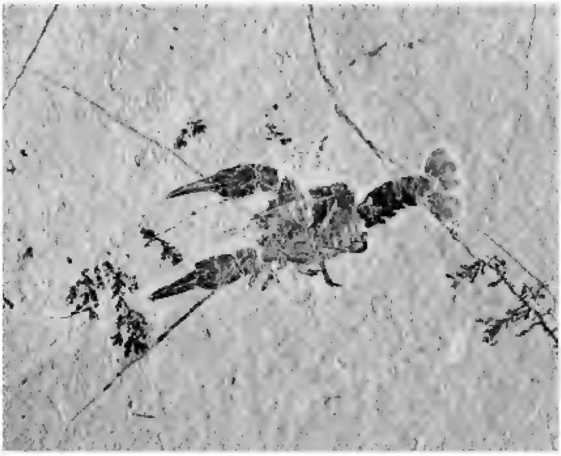
Fig. 1. *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 62575 (Grabung Museum 1993). – x1.

Fig. 2. *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM), Fraßrest mit Extremitäten und Teilen des Cephalothorax. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 45–55 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63689 (Grabung Museum 1998). – x1.

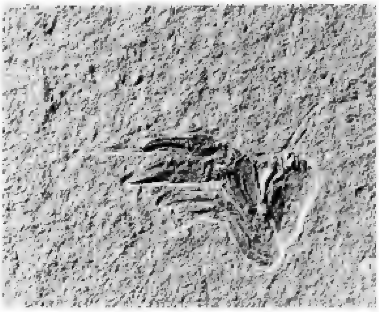
Fig. 3. *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht C, 15 cm ü. K4; SMNS Inv.-Nr. 62932 (Grabung Museum 1995). – x1.

Fig. 4. *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 55–65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63747 (Grabung Museum 1996). – x1.

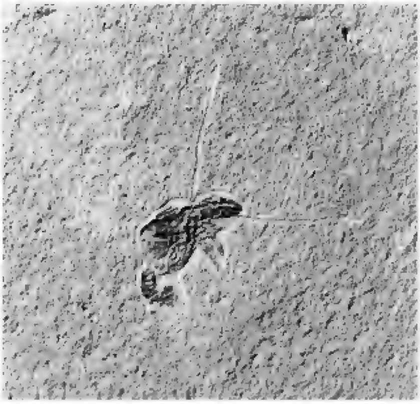
Fig. 5. *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM). Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone. Wegscheid bei Eichstätt; SMNS Inv.-Nr. 64260 (Coll. W. LUDWIG 1992). – x1.



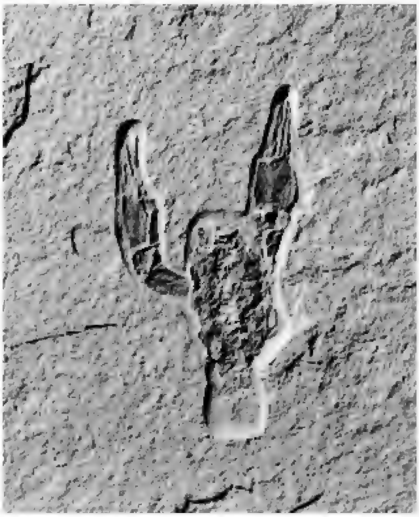
1



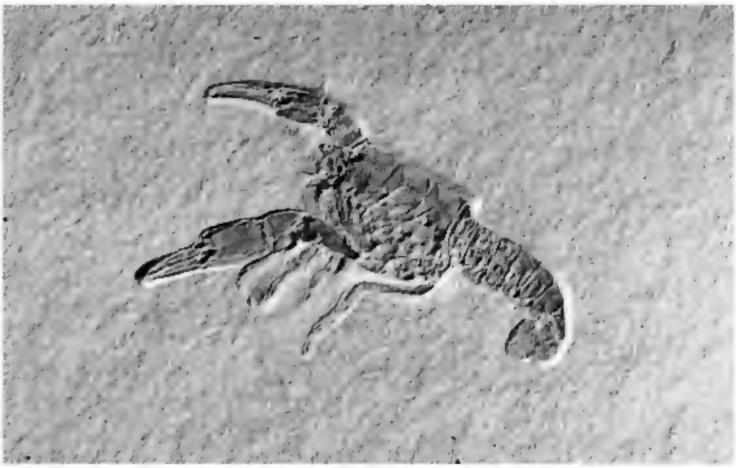
2



3



4



5

Tafel 2

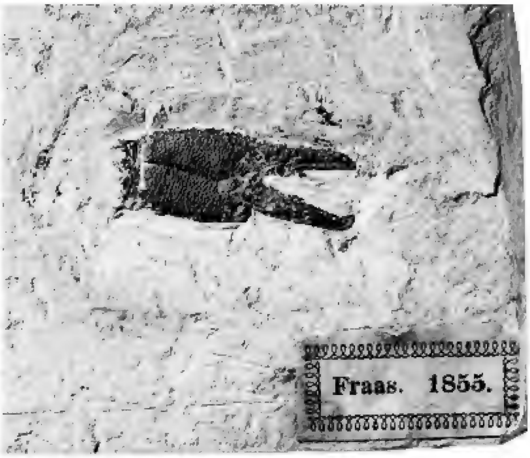
Fig. 1. *Eryma punctatum* Oppel, Holotypus. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 3682/3 (Coll. O. Fraas). – x1.

Fig. 2. *Eryma punctatum* Oppel. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 55–65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63849 (Grabung Museum 1996). – x1.

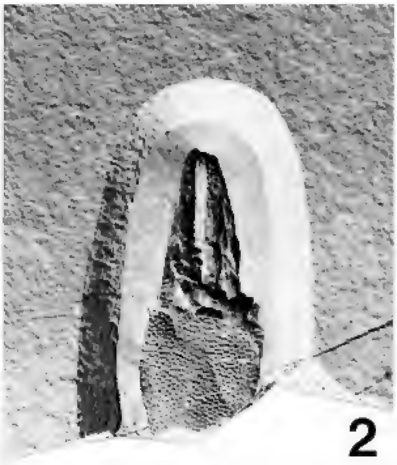
Fig. 3. *Eryma punctatum* Oppel. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 35–45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63688 (Grabung Museum 1998). – x1.

Fig. 4. *Eryma punctatum* Oppel, isolierte Schere. Fälschlicherweise mit „Solenhofen“ beschriftet, jedoch nach der Gesteinsausbildung Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; GPIT Inv.-Nr. 1866 – x1.

Fig. 5. *Eryma punctatum* Oppel, Häutungsrest eines juvenilen Individuums. Nusplinger Plattenkalk. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63210 (Grabung Museum 1996). – x1.

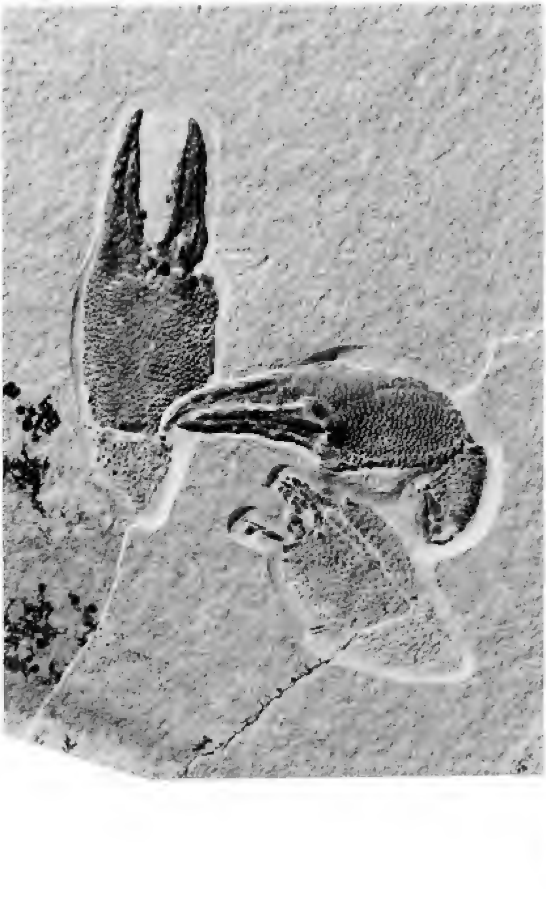


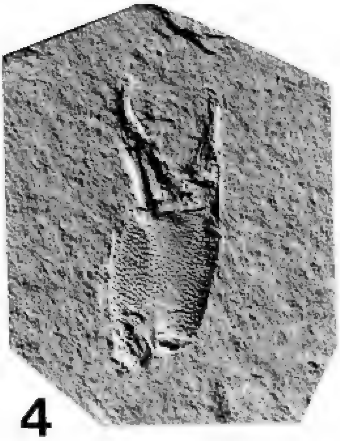
1



2

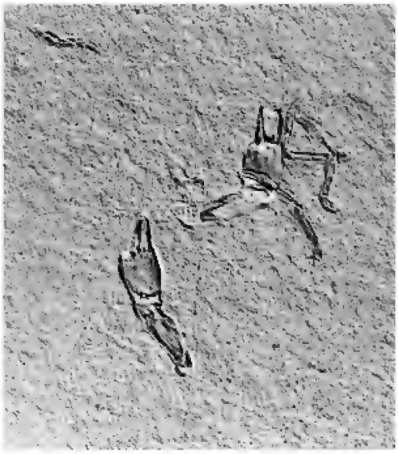
3





4

5



Tafel 3

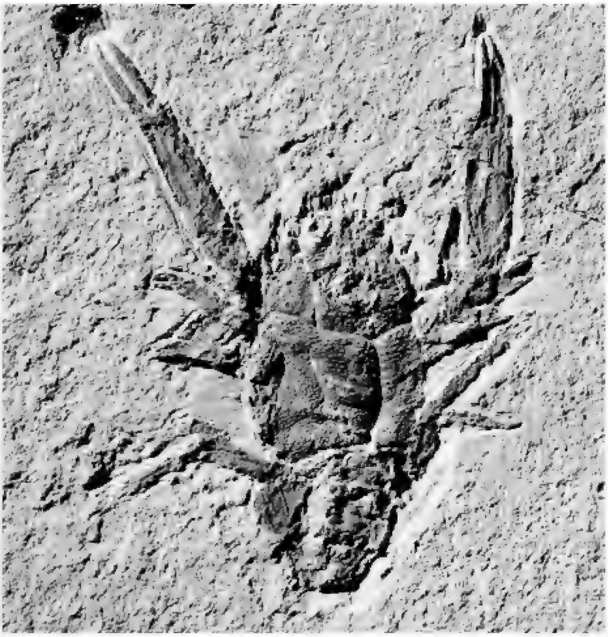
Fig. 1. *Eryma westphali* n. sp., Holotypus. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht C (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 24227 (leg. O. KLAIBER 1865). – x1.

Fig. 2. *Eryma westphali* n. sp., isolierte Schere. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4, 20–25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63733 (Grabung Museum 1993). – x1.

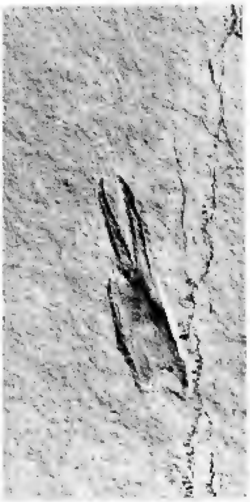
Fig. 3. *Eryma westphali* n. sp., isolierte Schere. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 55–65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63743 (Grabung Museum 1996). – x1.

Fig. 4. *Erymastacus major* (OPPEL), Holotypus. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Plattenkalk Pk 4–6 (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 3682/2 (Coll. O. FRAAS). – x1.

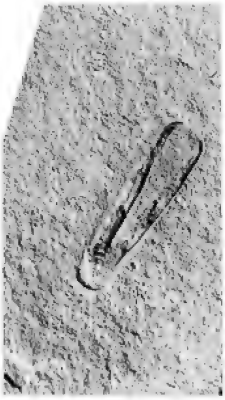
Fig. 5. *Erymastacus major* (OPPEL), Rest einer Schere. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 35–45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 62865 (Grabung Museum 1993). – x1.



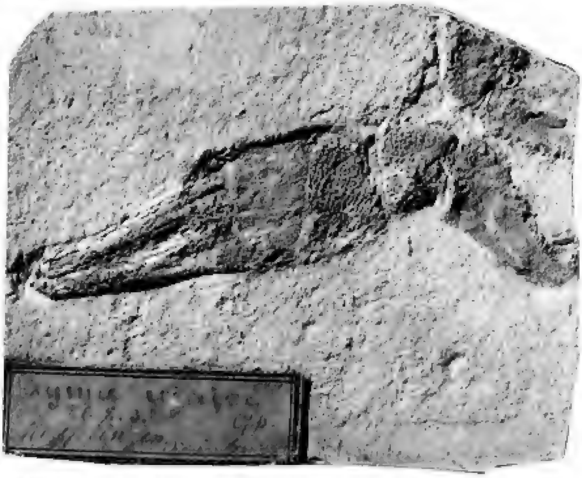
1



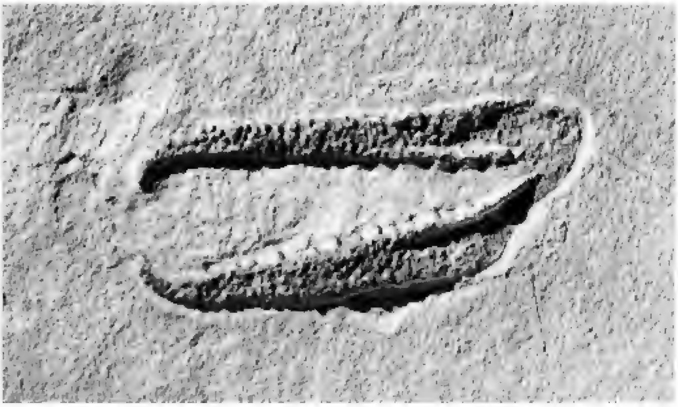
2



3



4

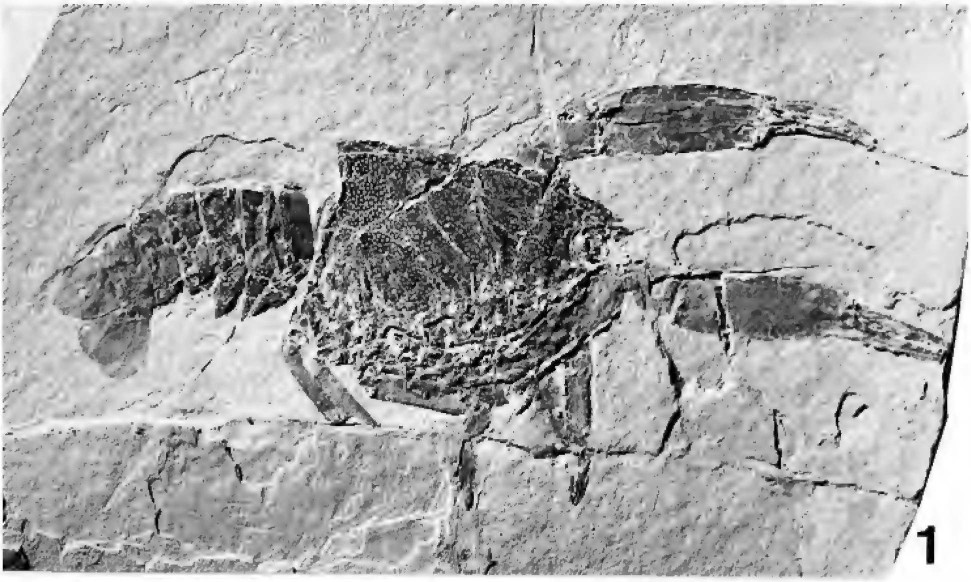


5

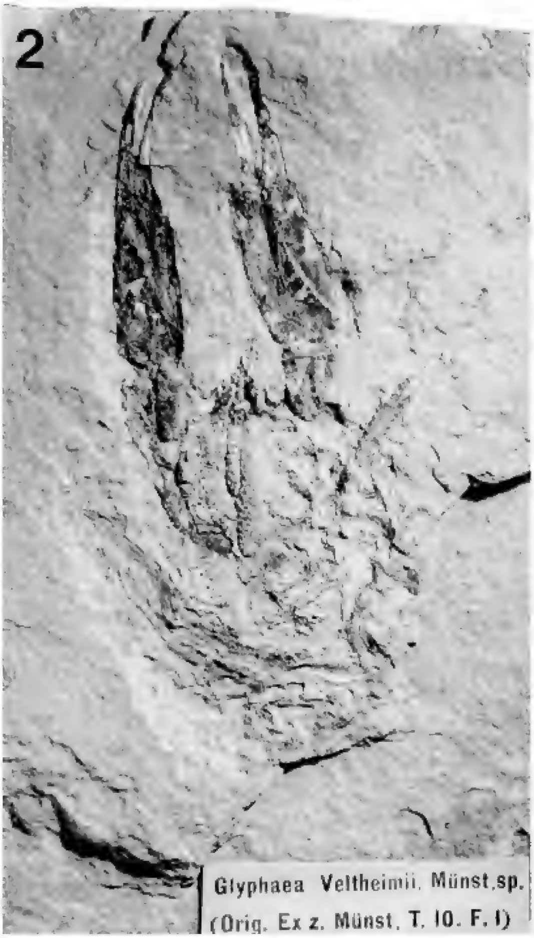
Tafel 4

Fig. 1. *Eryma veltheimi* (MÜNSTER). Plattenkalk von Brunn/Ostbayern, Ober-Kimmeridgium, Subeumela-Subzone. Steinbruch des Forstamts Pielenhofen in der „Kohlstatt“ bei Brunn, Plattenkalk-Schicht 8 (vgl. Profil in RÖPER 1998, Abb. 1); BSPM Inv.-Nr. 1993 XVIII, VFKO-F35 (leg. A. BÖTTCHER). – x1.

Fig. 2–3. *Eryma veltheimi* (MÜNSTER), Holotypus (Druck und Gegendruck). Ober-Kimmeridgium, höchstwahrscheinlich Steinbruch am Kapfelberg bei Kelheim (angegebener Fundort Eichstätt aufgrund der Gesteinsausbildung unzutreffend); BSPM Inv.-Nr. AS VII 186. – x1.

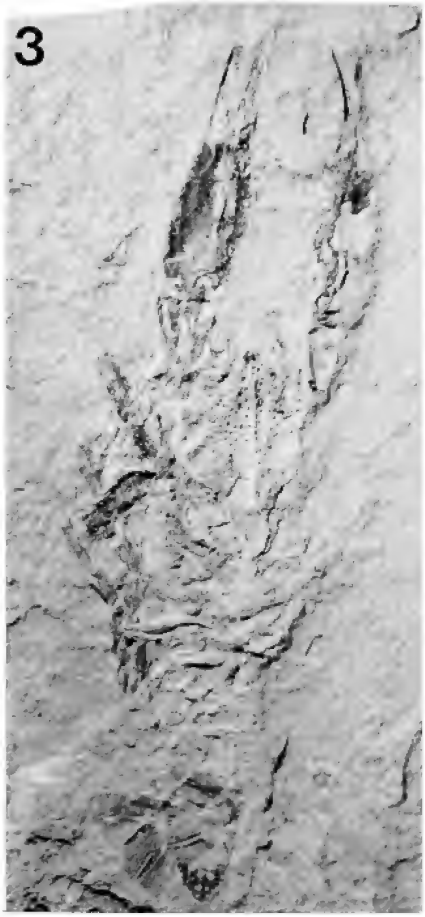


1



2

Glyphaea Veltheimii. Münst.sp.
(Orig. Ex z. Münst. T. 10. F. 1)



3

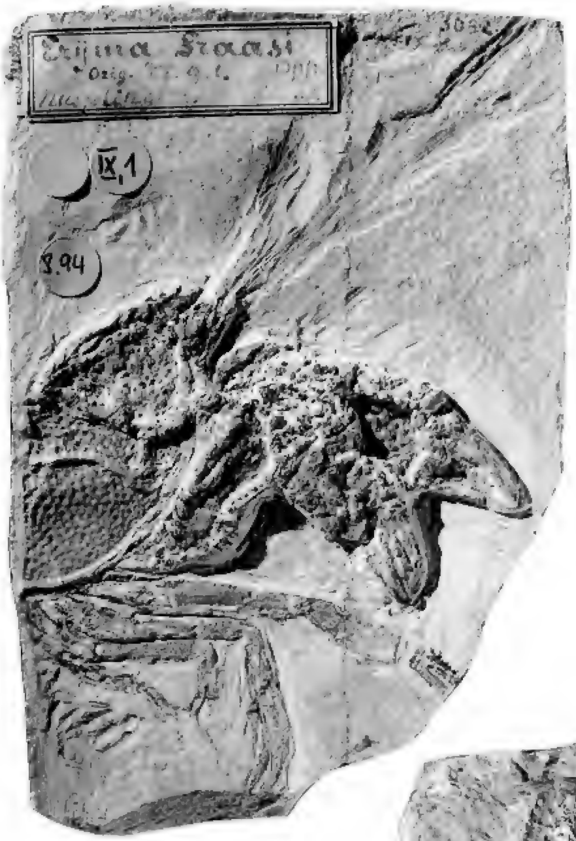
Tafel 5

Fig. 1. *Pustulina suevica* QUENSTEDT (= Holotypus von *Eryma fraasi* OPPEL). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Stbr., vermutlich Schicht G (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 3682/1 (Coll. O. FRAAS). – x1.

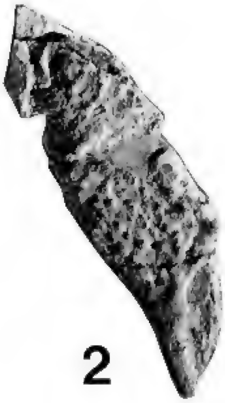
Fig. 2. *Pustulina suevica* QUENSTEDT, Holotypus, Orig. QUENSTEDT 1857, Taf. 99, Fig. 30. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G (nach Lithologie); GPIT. – x1.

Fig. 3. *Pustulina suevica* QUENSTEDT (= Holotypus von *Palaeastacus solitarius* OPPEL). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 3682/4 (Coll. O. FRAAS). – x1.

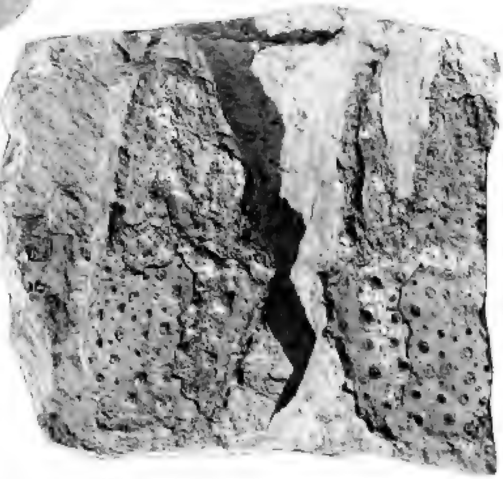
Fig. 4. Erymidae gen. et sp. indet., isolierte Schere. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, vermutlich Schicht C (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 3682/5. – x1.


Eryma fraasi
Orig.
IX,1
8.94

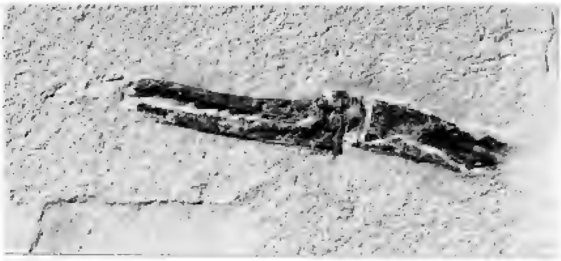
1



2



3



4

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 286	39 S., 5 Taf., 3 Abb.	Stuttgart, 27. 6. 2000

Echiniden aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland)

Echinoids from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, SW Germany)

Von Joachim Grawe-Baumeister, Günter Schweigert
und Gerd Dietl, Stuttgart

Mit 5 Tafeln und 3 Abbildungen

Zusammenfassung

Aus dem Nusplinger Plattenkalk werden die Reste von sieben Seeigel-Arten dokumentiert: *Plegiocidaris crucifera*, *Rhabdocidaris boehmi*, *Paracidaris florigemma*, *Nenoticidaris histricoides*, *Polycidaris nusplingensis* n. sp., *Diplopodia subangularis* und *Stomechinus perlatus* Während sechs davon nur als Speiballen von Räubern aus ihren eigentlichen Biotopen in den benachbarten Plattenkalk-Ablagerungsraum verschleppt wurden, hat eine Art offensichtlich am Ort ihrer Einbettung gelebt. Letztere tritt auf einer einzigen Schichtfläche massenhaft auf (r-Stratege) und gehört zu einer neuen Art, die als *Polycidaris nusplingensis* n. sp. beschrieben wird. Sie ist bisher nur im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesen und weist funktionale Anpassungen an zeitweise dysaerobe Verhältnisse auf. Auch die übrigen Taxa werden im Vergleich mit rezenten Arten funktionsmorphologisch auf ihre Paläoökologie hin interpretiert.

Die bisher nur aus dem Plattenkalk von Kelheim-Winzer (Ober-Kimmeridgium, SE Frankenalb) im Holotypus bekannte Art *Rhabdocidaris boehmi* Bantz wird durch mehrere Stacheln im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesen. Sie kommt darüber hinaus aber auch im Kelheimer Diceras-Kalk vor.

Abstract

From the Lithographic Limestone of Nusplingen seven species of echinoids are described: *Plegiocidaris crucifera*, *Rhabdocidaris boehmi*, *Paracidaris florigemma*, *Nenoticidaris histricoides*, *Polycidaris nusplingensis* n. sp., *Diplopodia subangularis*, and *Stomechinus perlatus*. Six of them are obviously allochthonous, coming from environments in the neighbourhood of the lithographic limestone deposit, whereas one species is surely autochthonous. The latter is very frequent on a single bedding plane (r-strategist) and represents a new species, *Polycidaris nusplingensis* n. sp. Currently, this species is only known from the Nusplingen Lithographic Limestone. *P. nusplingensis* n. sp. is functionally adapted to live under dysaerobic conditions. The other species are also interpreted palaeoecologically, based on comparisons with functional characters of modern taxa.

Rhabdocidaris boehmi BANTZ, formerly only known by the holotype from lithographic limestones at Kelheim-Winzer (Upper Kimmeridgian, SE Franconia) and few spines from the Diceras Limestone near Kelheim, is reported now from Nusplingen by few isolated spines.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Profil und Fundhorizonte von Echiniden im Nusplinger Plattenkalk 4
3. Systematik 5
4. Zur Biostratinomie von *Polycidaris nusplingensis* n. sp. 15
5. Epibenthos im Nusplinger Plattenkalk – autochthon oder allochthon? 15
6. Funktionsmorphologische Aspekte zur paläoökologischen Interpretation von Echiniden 18
7. Beziehungen zwischen Morphologie und Lebensweise der im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesenen Seeigel im Vergleich mit rezenten Arten 20
    7.1. *Plegiocidaris crucifera* 20
    7.2. *Rhabdocidaris boehmi* 21
    7.3. *Paracidaris florigemma* 21
    7.4. *Nenoticidaris histricoides* 23
    7.5. *Polycidaris nusplingensis* n. sp. 24
    7.6. *Diplopodia subangularis* 25
    7.7. *Stomechinus perlatus* 25
8. Literatur 26

1. Einleitung

Seeigelreste gehören in Plattenkalken zu den eher seltenen Fossilien, doch sind sie dann oft noch mit Resten des Stachelkleids eingebettet, was sonst nur ausnahmsweise der Fall ist. Beispiele einer solchen Erhaltung sind aus den lithographischen Plattenkalken von Cerin (Dept. Ain, Ostfrankreich) oder aus bestimmten Arealen des Solnhofener Plattenkalkreviers und aus Ostbayern zu nennen (v. AMMON 1919; BANTZ 1968; LEICH 1976; RÖPER & ROTHGAENGER 1998; FRICKHINGER 1994, 1999; RÖPER et al. 1999). Auch in den neu entdeckten Plattenkalken von Brunn bei Regensburg (RÖPER & ROTHGAENGER 1995, 1998; RÖPER et al. 1996) kommen des öfteren Seeigel in vollständiger Erhaltung vor.

Aus dem Nusplinger Plattenkalk wurde an Altfunden bisher lediglich ein isolierter Seeigelstachel von QUENSTEDT (1875: 292) beschrieben und abgebildet. Es handelt sich möglicherweise um dasselbe Stück, das bereits von ESER (1854) bei einem Vortrag vorgestellt worden war. FRAAS (1854) erwähnt zwar „etliche *Cidarite*s mit erhaltenen Stacheln“ und ergänzt diese Angabe 1855 noch durch den Rest einer „*Diadema* mit borstenartigen Stacheln“, doch handelt es sich dabei möglicherweise um eigentümliche Kieselschwämme mit vorwiegend langen monaxonen Spicula, die man noch lange Zeit später für Borstenwürmer hielt (vgl. BERCKHEMER *in*: FRAAS 1926). Diese Reste sind bisher noch nicht beschrieben worden. Ein ebenfalls von FRAAS (1855) erwähnter Fund von „*Echinus lineatus*“ ist offenbar nicht mehr vorhanden. Auch in einer Auflistung von ACHENBACH (1856), die auf der damaligen O. FRAAS’schen Privatsammlung basierte, wird *Echinus lineatus* genannt, sowie außerdem *Cidaris crenularis*, wofür gleichfalls kein Belegstück vorhanden ist. In einer Auflistung der O. FRAASschen Sammlung (Archiv des SMNS) tauchen diese Stücke jedoch nicht auf, so daß man annehmen muß, daß die zugrundeliegenden Funde möglicherweise gar nicht aus dem Nusplinger Plattenkalk stammten. In ENGELS Liste der Plattenkalk-Fossilien von Nusplingen wurden schließlich überhaupt keine Echinodermenreste mehr aufgeführt (Engel 1908), wogegen Walther (1904: 158f.) neben *Echinus lineatus* auch noch *Cidaris histricoides* und Stacheln von *Hemicidaris* nennt. Schairer (1971: 35) erwähnt schließlich das Vorkommen von Seeigelstacheln in Ätzrückständen von Gesteinsproben aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Bei der neuen Grabung des Stuttgarter Naturkundemuseums (vgl. Dietl et al. 1998) wurde nun neben einigen isolierten Resten von Seeigeln eine flächenhafte Anreicherung einer neuen Art zu Tage gefördert. Mit diesem Neufund war nicht zu rechnen, da dieselbe Schicht bei früheren Grabungen ebenfalls abgebaut worden war, ohne daß man dabei diese Seeigel bemerkte. Eine erste Übersicht über die Echiniden des Nusplinger Plattenkalks und der übrigen Echinodermen gaben Dietl et al. (1999).

Der Nusplinger Plattenkalk besitzt nach der in ihm enthaltenen Ammonitenfauna ein Ober-Kimmeridgium-Alter und ist in die mittlere Ulmense-Subzone der Beckeri-Zone einzustufen (vgl. Schweigert 1998b; Schweigert & Zeiss 1999). Schichten vergleichbarer Altersstellung mit sehr häufigen Seeigelresten kommen im Schwäbischen Jura in Gestalt der sogenannten „Nollhof-Fazies“, einer biodetritischen Sonderentwicklung innerhalb der Zementmergel-Formation (Nollhof und Rauschberg bei Sigmaringen, Buchheim) sowie in der Korallenfazies der Ostalb (Nattheim, Gerstetten) und der Blaubeurener Alb (Sotzenhausen) vor. Auch einige echinidenreiche Schwammkalke, wie das bekannte Vorkommen von Sontheim/Brenz, besitzen ein entsprechendes Alter.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
H/D	Höhe/Durchmesser
v. o.	von oben

Dank

Die Entdeckung einiger Neufunde von Seeigelresten aus dem Nusplinger Plattenkalk ist dem Grabungsteam des Stuttgarter Naturkundemuseums, vornehmlich den Herren M. Kapitzke und M. Rieter sowie R. Hugger (Albstadt-Onstmettingen) zu verdanken. M. Kapitzke und M. Rieter (beide SMNS) führten auch die besonders aufwendige Bergung der Seeigel von der Oberfläche der Kalkbank K2 sowie die meisterhafte Präparation sämtlicher Funde durch. Für wichtige Auskünfte und/oder Vergleichsmaterial aus dem Schweizer Jura danken wir Frau A. Zbinden (Ipsach/CH) sowie den Herren Dr. H. Hess (Basel), Dr. H.-V. Thiel (Düsseldorf) und B. Hostettler (Glovelier/CH). Den Vergleich mit weiterem Sammlungsmaterial ermöglichten Dr. A. Liebau (GPIT) und Dr. G. Schairer (München). Herrn Dr. G. Bloos (SMNS) danken wir für klärende Anregungen. Für die gelungenen fotografischen Aufnahmen der Objekte danken wir Frau R. Harling (SMNS). Die Grabung im Nusplinger Plattenkalk und deren Auswertung wurde dankenswerterweise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft in großzügiger Weise unterstützt (Projekt DI 680/1). Die paläoökologische Untersuchung oberjurassischer Echiniden im Vergleich mit rezenten Formen wurde gleichfalls von der DFG gefördert (Projekt Le 580/8–1/2).

2. Profil und Fundhorizonte von Echiniden im Nusplinger Plattenkalk

Abgesehen vom massenhaften Vorkommen einer Seeigel-Art auf der Oberfläche der turbiditischen Kalkbank K2 im Nusplinger Steinbruch gehören Seeigelreste im Nusplinger Plattenkalk zu den sehr seltenen Funden, die eine statistische Verteilung über das Profil aufweisen (Abb. 1). Es treten dabei sowohl Gehäusereste im Zusammenhang mit Stacheln als auch vollkommen isolierte Stacheln auf. Alle Seeigelfunde des Nusplinger Plattenkalks gehören zu den regulären Seeigeln. Endobenthisch lebende Formen fehlen vollständig, ebenso wie auf solche beziehbare Ichnofossilien.

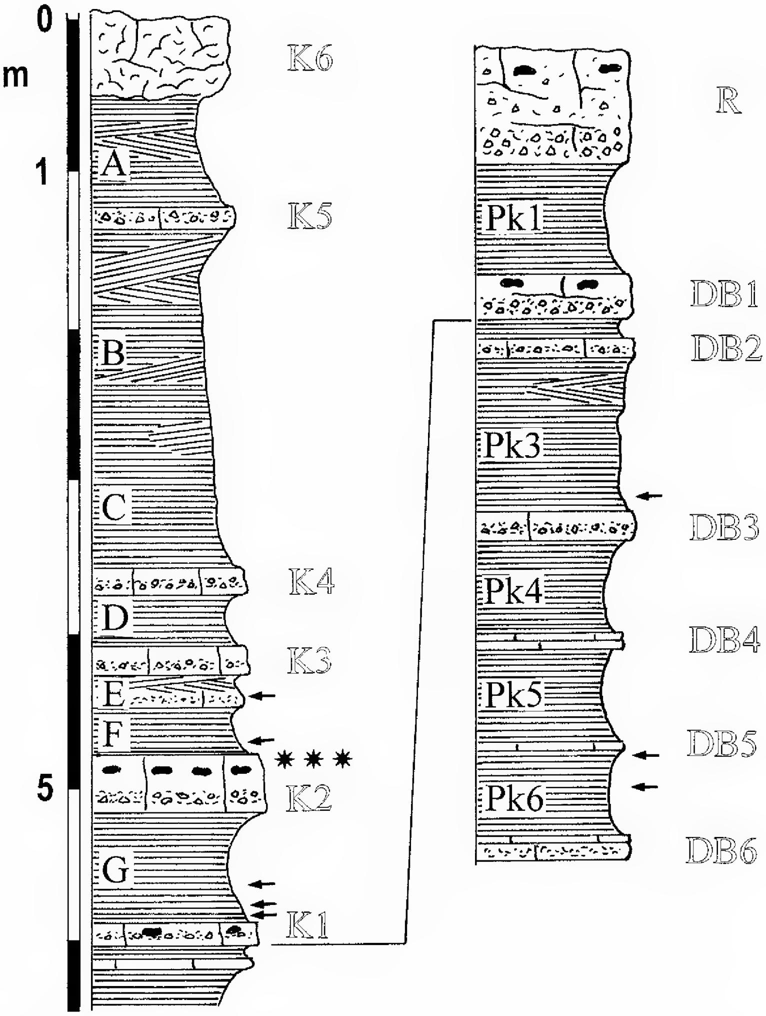


Abb. 1. Profil des Nusplinger Plattenkalks (links: Nusplinger Steinbruch, rechts: Egesheimer Steinbruch). Pfeile = Einzelfunde von Echiniden; Sternchen = Massenvorkommen von *Polycidaris nusplingensis* n. sp.

3. Systematik

Die Beschreibung von Gehäuse und Stacheln in diesem und den folgenden Kapiteln folgt der Terminologie von Melville & Durham (1966). Die systematische Zuordnung wurde im wesentlichen nach Durham et al. (1966), die Beschreibung der Ambulakralporen nach Smith (1978) vorgenommen.

Klasse Echinoidea Leske, 1778
Ordnung Cidaroida Claus, 1880
Familie Cidaridae Gray, 1827
Unterfamilie Cidarinae Gray, 1825

Gattung *Plegiocidaris* Pomel, 1883

Typusart: *Cidarites coronatus* Goldfuss.

Plegiocidaris crucifera (Agassiz)
Taf. 2, Fig. 2–4

*1840 *Cidaris crucifera*. – Agassiz, S. 61, Taf. 21, Fig. 1–4.
v1874 *Cidaris coronostrictus*. – Quenstedt, Taf. 68, Fig. 13.
1975 *Plegiocidaris cervicalis* (Agassiz). – Hess, S. 86, Taf. 27, Fig. 4–6.
1975 *Plegiocidaris crucifera* (Agassiz, 1840). – Vadet, S. 122, Taf. 16–17, Taf. 18, Fig. 1–3. – [Mit Synonymie]
1976 *Plegiocidaris crucifera* (Agassiz, 1840). – Nicolleau & Vadet, S. 68, Taf. 33, Fig. 1.
1994 *Hemicidaris* sp. – Frickhinger, Abb. 380.
v1998a *Plegiocidaris*. – Dietl, Abb. 11.16.
v1998b *Plegiocidaris*. – Dietl et al., Taf. 3, Fig. 1.
v1999 *Plegiocidaris*. – Dietl & Schweigert, Abb. 21.
1999 *Plegiocidaris crucifera* (L. Agassiz, 1840). – Radwańska , S. 306, Taf. 6, Fig. 1–4, Taf. 7, Fig. 1–3.

Material: 3 Belege aus dem Nusplinger Plattenkalk (SMNS Inv.-Nr. 63186, 63227/1–3, 64210); umfangreiches Vergleichsmaterial aus dem Oxfordium und Kimmeridgium der Schwäbischen Alb.

Nur wenige Zentimeter über der bioturbaten Kalkbank K2 fand R. Hugger (Albstadt-Onstmettingen) im bituminösen Plattenkalk (Schicht „F“ nach Aldinger 1930) einen isolierten Stachel dieser Art. Die Art ist in ungefähr zeitgleichen oder geringfügig älteren riffnahen Ablagerungen („Nollhof-Fazies“), wie etwa am „Großen Kirchbühl“, 1,5 km südlich der Westerberg-Wanne, ausgesprochen häufig. Auch an anderen Lokalitäten mit Nollhof-Fazies tritt die Art nicht zu selten auf, wird jedoch von Roll (1931) in seinen Faunenauflistungen merkwürdigerweise nicht genannt. Weitere Stacheln von *Plegiocidaris crucifera* wurden in der Schicht „G“ (71 cm v. o.) gefunden. Zwei davon waren mit derselben Längserstreckung in einem Abstand von etwa einem Meter eingebettet, wobei sich der Schaft aber in entgegengesetzter Richtung befand. Die anderen befanden sich noch in unmittelbarer Nachbarschaft innerhalb eines Speiballens, so daß die Allochthonie und Zusammengehörigkeit dieser Stücke als sicher angenommen werden kann. Neben einigen Coronabruchstücken enthält dieser Speiballen zwei vollständige Stacheln von 25,5 und 15,7 mm Länge (Taf. 2, Fig. 3). Andere Fossilien auf derselben Schichtfläche (Krebse, Belemniten) waren statistisch verteilt und zeigten keinerlei Einregelung, so daß auch die Orientierung der beiden isolierten Stacheln nicht aufgrund einer Einregelung zustande gekommen ist. Bei einem weiteren Fundstück mit zerbrochenen Stachelwarzen, Bruchstücken von Kieferelementen und mehreren verschieden großen Primärstacheln (Taf. 2, Fig. 2) handelt es sich ohne Zweifel ebenfalls um einen Speiballen. Bei diesem fallen vier scharf umgrenzte Strukturen auf, deren Oberfläche von zahlreichen feinen, hohlen, kalzitischen Papillen bedeckt zu sein scheint. Die Natur dieser Gebilde muß gegenwärtig ungeklärt bleiben; ein Zusammenhang mit dem Seeigel muß nicht bestehen, denn es könnte sich um sonstige Reste der Mahlzeit des Räubers handeln.

Beschreibung. – Vgl. Hess (1975: 86). Die Gehäuse von *P. crucifera* sind im Querschnitt abgerundet rechteckig und im Vergleich zu den anderen Angehörigen der Gattung eher klein. Das Peristom ist nur wenig stärker abgeflacht als das Periproct. Peristom und Periproct besitzen annähernd gleiche Durchmesser. Die Ambulakralfelder sind durchgehend einzeilig, und die Poren stehen in einer leicht sinusförmig geschwungenen Reihe. Es werden keine Kiemenbuchten ausgebildet. Phylloden sind nicht vorhanden. Die Gehäusedicke beträgt um 600 µm. Die Gehäuse besitzen H/D-Verhältnisse um 0,51.

Die Plattform der interambulakralen Primärwarzen ist gekerbt, der Warzenkopf auffallend groß und durchbohrt. Die Größe der Primärwarzen nimmt vom Peristom zum Periproct hin zu. Der flächenmäßige Anteil des Warzenkopfes an der Gesamtfläche einer Primärwarzen dieser Art ist deutlich größer als bei anderen *Plegiocidaris*-Arten. Die Ringwarzen der Primärwarzen sind sehr regelmäßig angeordnet. Die Zwischenporenzonen der Ambulakralfelder bestehen aus zwei Reihen von größeren äußeren Warzen, dazwischen liegen zwei Reihen kleinerer Warzen. Die den Poren benachbarten, perradialen Warzen stehen gleichmäßig in einer Reihe und sind deutlich größer als die Wärzchen der Zwischenporenzone.

Die relativ schlanken Stacheln von *P. crucifera* besitzen den gattungstypischen Ring zwischen Schaft und Kragen. Sie sind leicht aus der vertikalen Achse ausgelenkt und auf der Seite des Peristoms asymmetrisch geneigt. Die Muskelansatzfläche des gekerbten Ringes ist auf der aboralen Seite vergrößert. Dadurch wird erkennbar, daß es für diese Stacheln eine bevorzugte Schlag- oder Bewegungsrichtung gab. Die Dicke des Schafts und des Kragens variiert kaum. Der Schaft ist basal meist mit kräftigen Pusteln besetzt, die in Richtung zur Spitze zu durchgehenden Linien miteinander verschmelzen.

Die Ambulakralporen sind auf der Oralseite vom P1-Typ, auf der Aboralseite vom P2-Typ. Ein Neuralkanal ist nicht erkennbar.

Familie Rhabdocidaridae Lambert, 1900
Unterfamilie Rhabdocidarinae Lambert, 1900

Gattung *Rhabdocidaris* Desor, 1856

Typusart: *Rhabdocidaris orbignyana* Agassiz in Desor.

Rhabdocidaris boehmi Bantz

Taf. 1, Fig. 4–5

1885 *Rhabdocidaris* sp. – Böhm & Lorié, S. 199, Taf. 18, Fig. 2.
1885 *Rhabdocidaris trigonacantha*, Desor. – Böhm & Lorié, S. 201, Taf. 17, Fig. 2.
*1969 *Rhabdocidaris böhmi* sp. n. – Bantz, S. 7, Taf. 3, Fig. 1.
1994 *Rhabdocidaris orbignyana* (Agassiz). – Frickhinger, Abb. 390.
v1998 *Rhabdocidaris*. – Dietl et al., Taf. 3, Fig. 2.
v1999 *Rhabdocidaris*. – Dietl & Schweigert, Abb. 48.

Material: 3 Belege von Stacheln aus dem Nusplinger Plattenkalk (SMNS Inv.-Nr. 63225, 63226, 63386).

Beschreibung. – Vgl. BANTZ 1969. Der vollständigste aus dem Nusplinger Plattenkalk (Nusplinger Steinbruch) vorliegende Stachel dieser Art (Taf. 1, Fig. 4) mißt von der Basis bis zur Spitze 7,7 cm, wobei er inklusive der weit abstehenden Dornen eine maximale Breite von 1,8 cm erreicht. Der Schaftring ist nur schwach abgesetzt. Darüber befindet sich eine 2,3 mm lange längsgestreifte Zone. Der eigentliche Stachelkörper besitzt an seiner Basis die größte Breite; in distaler Richtung nimmt die Länge der seitlich abstehenden Dornen stetig zu. Auffällig ist ein basaler Kranz aus relativ kurzen Dornen. Die anschließenden Dornen sind in Reihen angeordnet. Dazwischen befinden sich kurze weitere Dornen und Pusteln. Kurz vor der Spitze ist der Stachel kantig abgeflacht.

Ein weiteres Exemplar aus dem Egesheimer Steinbruch (Taf. 1, Fig. 5) ist 7 cm lang, aber nur maximal 6 mm breit. Der Stachelschaft ist schlanker als beim oben beschriebenen Stück, wobei auch der Schaftring stärker abgesetzt ist. Die gestreifte Zone über dem Schaftring ist hingegen identisch ausgebildet. Die kantige Abflachung setzt bereits nach einem Drittel der Länge ein. Die weit abstehenden Dornen sind in Reihen angeordnet, besitzen aber einen sehr unregelmäßigen Abstand zueinander.

Neben diesen beiden komplett erhaltenen Stacheln liegt aus der Schicht G (Intervall 65–70 cm von oben) noch ein weiterer, 5,8 cm langer Stachel dieser Art vor, bei dem jedoch die Basis vor der Einbettung abgebrochen ist, was man wohl einem Freßfeind zuschreiben kann.

Die Muskelansatzfläche innerhalb des Paares der Ambulakralporen ist nur schwach entwickelt, ein interporaler Kanal nicht vorhanden. Die an der perradialen Sutur gelegenen Poren sind rundlich, die an der perradialen Sutur gelegenen hingegen eher länglich. Der Abstand zweier Poren innerhalb eines Ambulakralporenpaares ist stark vergrößert. Die Poren sind gejocht, also durch einen Kanal miteinander verbunden. Die Ambulakralporen am Periproct sind vom C1-Typ. Die Ambulakralporen am Peristom entsprechen zwar eher dem C2-Typ, weisen aber doch noch eine erkennbare Muskelansatzfläche innerhalb eines Porenpaares auf.

Bemerkungen. – Das extrem seltene Vorkommen isolierter Stacheln zeigt an, daß diese Art nicht autochthon sein kann, sondern aus benachbarten Biotopen in das Plattenkalk-Milieu hineingetragen wurde. Zwei isolierte Stacheln, die auch zu *R. boehmi* BANTZ gehören dürften, wurden in der Riff-Fazies des Kelheimer Diceras-Kalks gefunden (BÖHM & LORIÉ 1885), der wohl ein zeitliches Äquivalent der Plattenkalke von Kelheim-Winzer darstellt.

Unterfamilie Histocidarinae MORTENSEN, 1928

Gattung *Paracidaris* POMEL, 1883

Typusart: *Cidaris florigemma* PHILLIPS.

Paracidaris cf. *florigemma* (PHILLIPS)

Taf. 1, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 2

cf.*1835 *Cidaris florigemma.* – PHILLIPS, S. 98, Taf. 3, Fig. 12–13.
cf. 1874 *Cidaris florigemma.* – QUENSTEDT, S. 79, Taf. 63, Fig. 85–89, 91–94; non Fig. 90.
v 1874 Verdrückter Stachel. – QUENSTEDT, Taf. 71, Fig. 54.
cf. 1994 *Paracidaris florigemma* (PHILLIPS, 1835). – VADET, Taf. 8, Fig. 3, Taf. 9–12. – [Mit ausführlicher Synonymie]

Material: 1 Stachel (SMNS Inv.-Nr. 24231), 1 zerbissene Corona mit Stachelresten (SMNS Inv.-Nr. 63602). Von der Art *Paracidaris* cf. *florigemma* (PHILLIPS) lag bereits QUENSTEDT ein isolierter, 96 mm langer, stark verdrückter Stachel aus dem Nusplinger Plattenkalk vor. Möglicherweise handelt es sich hierbei um das bereits von ESER (1854) erwähnte Exemplar. Das genaue Fundniveau des Stücks ist unbekannt. Nach der Gesteinsausbildung zu urteilen, stammt es aber zweifellos aus der Plattenkalk-Schicht G.

Beschreibung. – Das Peristom ist deutlich stärker abgeflacht als das Periproct, das Gehäuse ist oral gegen die Horizontale geneigt. Peristom und Periproct besitzen jedoch annähernd gleiche Durchmesser. Die Ambulakralfelder sind durchgehend einzeilig; die Poren stehen in einer leicht sinusförmigen Reihe übereinander. Es werden keine Kiemenbuchten ausgebildet. Phylloden sind nicht vorhanden. Die Gehäusedicke beträgt um 500 µm. Gehäuse dieser Art besitzen meist H/D-Verhältnisse um 0,58.

Die adapikalen Primärwarzen sind nahezu kreisrund, die adoralen Primärwarzen sind abgerundet rechteckig, wobei der Warzenkopf in der Mitte des Warzenhofes zu finden ist. Die Warzenhöfe fließen nicht ineinander. Es fällt auf, daß die Plattform in den Warzenhöfen auf der adoralen Seite schwach gekerbt ist, während oberhalb des Ambitus auf der adapikalen Seite der Warze eine deutliche und kräftige Kerbung zu erkennen ist. Der Warzenkopf ist nicht sonderlich groß und durchbohrt. Die Größe der Primärwarzen nimmt vom Peristom zum Periproct hin zu. Der flächenmäßige Anteil des Warzenkopfes an der Gesamtfläche einer Primärwarze dieser Art ist kaum größer als bei den anderen *Paracidaris*-Arten. Die Zwischenporenzonen der Ambulakralfelder bestehen aus 2 Reihen größerer äußerer Warzen, dazwischen liegen nur vereinzelt zusätzliche Warzen. Die den Poren benachbarten, perradialen Warzen sind ungleich groß, häufig kommt auf zwei Porenpaare nur eine größere Warze. Die anderen Wärzchen der Zwischenporenzone stehen unregelmäßig, sofern solche vorhanden sind.

Der isolierte Stachel aus dem Nusplinger Plattenkalk besitzt im basalen Bereich des Schafts mit 10,5 mm den größten Durchmesser und verjüngt sich dann ganz allmählich. Rein morphologisch entspricht er dem von VADET (1988, Taf. 9, Fig. 4) abgebildeten Stachel von *Paracidaris florigemma* recht gut. Bei dem Nusplinger Exemplar fällt auf, daß der Stachelschaft eine 4 mm lange gestreifte Zone aufweist, die etwas stärker ausgeprägt ist, als man es bei vielen Stacheln von *Paracidaris florigemma* beobachtet. Häufig ist jedoch die Streifung präparationsbedingt abgeschwächt oder ganz entfernt, so daß die gute Erhaltung der Streifung bei dem Nusplinger Exemplar alleine keine artliche Abtrennung von dieser Art rechtfertigt.

Insgesamt erscheint der Stachel selbst asymmetrisch. Die Seite des Stachel, welche die erwähnte Verdickung zeigt, liegt immer auf der Seite des Stachels an der der gekerbte Ring eine gröbere Kerbung aufweist. Diese asymmetrische Kerbung wiederum korrespondiert mit der asymmetrischen Kerbung der Plattform in der Primärwarze. Bei einer senkrecht zur Gehäuseoberfläche erfolgten Abspreizung des Stachels zeigt also die Fläche des stärker verdickten Teils des Stachels nach oben. Dieser Stachel besaß somit einen Kraftschlag mit Vorzugsrichtung. Allerdings sind bei *P. florigemma* große Unterschiede in der Kerbung zu finden. Die Stacheln mit einer symmetrischen und ungekerbten Plattform besaßen einen radiär-symmetrischen Aktionsradius, die mit asymmetrischer und gekerbter Plattform einen asymmetrischen Aktionsradius.

Nach umfangreichem Material aus dem Oxfordium des Schweizer Juras zu urteilen, weist *P. florigemma* eine beträchtliche Variationsbreite auf. Neben Individuen mit umgekehrt trapezförmigem Querschnitt kommen auch breitovale und stärker abgeflachte Stücke vor. Exemplare mit Primärwarzen ohne Kerbung der Plattform wurden ebenfalls schon gefunden. Auch die Breite der Zwischenporenzone und der Miliärzone kann etwas schwanken. Flachere Gehäuse besitzen dabei meistens breitere Miliärzonen.

Die Ambulakralporen sind auf der Oralseite vom P1-Typ, auf der Aboralseite dagegen vom P2-Typ. Ein Neuralkanal ist nicht erkennbar.

Bemerkungen. – Das Auftreten dieser Art im Nusplinger Plattenkalk ist insofern bemerkenswert, als in umfangreichem Sammlungsmaterial (SMNS, GPIT) aus dem gesamten Schwäbischen Jura keine vergleichbaren Stücke gefunden werden konnten. Das einzige von QUENSTEDT (1875: 81) mit der Art *Paracidaris florigemma* verglichene schwäbische Stück aus dem oberen Weißjura von Sirchingen gehört nicht zu dieser Art, sondern zu *Merocidaris propinqua* (GOLDFUSS), einer sehr häufigen Art in etwas mergeligen Schwammkalken, Korallenkalken und besonders in der bereits erwähnten „Nollhof-Fazies“ (vgl. ROLL 1931), einer biodetritischen Sonderfazies in der Zementmergel-Formation des schwäbischen Oberjuras. Bisher wurde *P. florigemma* nur sehr vereinzelt aus dem (tieferen) Ober-Kimmeridgium angegeben (VADET 1988: 116). Ganz vereinzelt scheint *P. florigemma* aber doch in den Korallenkalken der Ulmense-Subzone von Nattheim und Sontheim/Brenz vorzukommen (freundl. Mitt. H.-V. THIEL, Düsseldorf), die mit dem Nusplinger Plattenkalk ungefähr altersgleich sind. Die Art wurde auch von ENGEL (1908) von dort aufgelistet. Die im Oxfordium und tieferen Unter-Kimmeridgium Mitteleuropas weitverbreitete Art (allerdings nicht in Südwestdeutschland!) scheint sich in späterer Zeit auf besondere Biotope zurückgezogen zu haben, die nur selten überliefert sind. Dadurch wird ein früheres Aussterben dieser Art nur vorgetäuscht.

Gattung *Nenoticidaris* VADET, 1988

Typusart: *Cidaris parandieri* AGASSIZ.

Bemerkung. – Die bisher zur Gattung *Paracidaris* gestellte Art *histricoides* wird analog der morphologisch äußerst nahestehenden Art *P. blumenbachii* (MÜNSTER in GOLDFUSS) jetzt der Gattung *Nenoticidaris* VADET zugerechnet (vgl. VADET 1988; NICOLLEAU & VADET 1995).

Nenoticidaris histricoides (QUENSTEDT)

Taf. 1, Fig. 1 u. 3

* 1852 *Cidaris histricoides.* – QUENSTEDT, Taf. 49, Fig. 25.
1857 *Cidaris histricoides.* – QUENSTEDT, Taf. 79, Fig. 51. – [Verschollen]
v 1874 *Cidaris histricoides.* – QUENSTEDT, S. 75; Taf. 63, Fig. 62–67.
v 1874 *Cidaris blumenbachi.* – QUENSTEDT, S. 75; Taf. 63, Fig. 60.
? 1904 *Cidaris histricoides* Q. – WALTHER, S. 158. – [Nusplingen]
1931 *Cidaris blumenbachi* MÜ. (= *histricoides* QUENSTEDT). – ROLL, S. 64.
1969 *Cidaris blumenbachii* (MÜNSTER, 1826–33). – BANTZ, S. 8, Taf. 5, Fig. 7. – [Eichstätt]
non 1975 *Paracidaris blumenbachii* (MÜNSTER). – HESS, S. 87, Taf. 28, Fig. 6–7.

Material: 2 Belege aus dem Nusplinger Plattenkalk (SMNS Inv.-Nr. 62853, o. Nr.). Untersuchtes Vergleichsmaterial aus dem Ober-Kimmeridgium von Buchheim, vom Nollhof bei Sigmaringen sowie von Schnaitheim.

Beschreibung. – Im Plattenkalk des Egesheimer Steinbruchs wurde in der Schicht Pk3 ein Speiballen gefunden, der aus zerbissenen Seeigelcoronen, -stacheln und einigen Seesternplatten besteht. Die Stacheln sind schmal, langgestreckt und weisen eine dichte, regelmäßige, in Längsreihen angeordnete Körnelung auf. Die größeren Stacheln sind alle in zerbrochenem Zustand eingebettet. Nur diese Stacheln können mit Sicherheit der Art *N. histricoides* zugeordnet werden. Die mit den Stachelwarzen nach oben eingebetteten Interambulakralplatten hingegen gehören zu *Diplopodia subangularis* (s. u.). Anatomisch-morphologische Vergleiche wurden mit *Nenoticidaris blumenbachii* (MÜNSTER in GOLDFUSS) aus dem Übergang des Terrain à Chailles in die Liesberg-Subformation und aus der Günsberg-Formation der Ostschweiz (Oxfordium) sowie mit vollständigen Coronen und Stacheln *von N. histricoides* (QUENSTEDT) aus der Nollhof-Fazies von Buchheim und vom Nollhof bei Sigmaringen (südwestliche Schwäbische Alb, Ober-Kimmeridgium) angestellt.

Das Gehäuse von *N. histricoides* ist im Querschnitt abgerundet rechteckig. Das Peristom ist gegenüber dem Periproct kaum vergrößert. Die Ambulakralporen der Ambulakralfelder stehen durchgehend einzeilig in einer Reihe; die Ambulakralfelder sind leicht sinusförmig geschwungen. Es sind keine Kiemenbuchten ausgebildet. Phylloden sind ebenfalls nicht vorhanden. Das Gehäuse besitzt eine interambulakrale Dicke um 600 µm und ist sehr hoch, im Querschnitt abgerundet rechteckig mit einem H/D-Verhältnis um 0,73.

Die Primärwarzen der Interambulakralfelder besitzen auf der Oralseite querelliptische, eingetiefte Warzenhöfe, werden zum Periproct hin aber kreisförmig. Die Größe der Primärwarzen nimmt vom Peristom zum Periproct hin zu. Die Warzenhöfe der einzelnen Primärwarzen fließen nicht ineinander. Der Warzenkopf nimmt flächenmäßig nur einen geringen Teil der Warze ein. Die Warzenköpfe der Primärwarzen am Periproct sind im Gegensatz zu den Warzen am Peristom leicht zur adoralen Sutur hin verschoben. Alle Warzen sind durchbohrt. Die Plattformen sind über das ganze Gehäuse stark gekerbt. Die Zone der Miliärwärzchen ist relativ breit und mit feinen Körnern bedeckt. Die Zwischenporenzone besitzt maximal sechs etwas unregelmäßige Warzenreihen. In den Zwischenporenzonen sind die den Poren benachbarten, perradialen Warzen ungleich groß, manchmal kommt auf zwei Porenpaare nur eine größere Warze. Die Primärstacheln sind lang, dünn und zylindrisch.

Die Ambulakralporenpaare sind auf der Oralseite vom P2/C2-Typ, aboral hingegen P1–2/C1-Typ. Die einzelnen Poren eines Porenpaares sind aber recht weit auseinandergerückt. Dies ist am besten vergleichbar mit Porenpaaren der Gattung *Rhabdocidaris*. Die interporale Zone ist dabei aber nicht gejocht. Die Poren sind eher durch einen kleinen Wulst miteinander verbunden, der je nach Position auf dem Gehäuse unterschiedlich stark ausgeprägt sein kann. Die Poren selber sind querelliptisch und je Paar annähernd gleich groß. Ein Neuralkanal ist nicht erkennbar.

Bemerkungen. – Die von QUENSTEDT (1852) beschriebene Art wird aus dem höheren Oberjura angeführt und kommt in der Randfazies von Schwammriffen des Ober-Kimmeridgiums („Nollhof-Fazies") nicht selten vor. Unseres Wissens wurde bisher noch nie ein Exemplar dieser Art im Zusammenhang mit den Stacheln gefunden, doch vermutete bereits QUENSTEDT (1872) zu Recht, daß ein von ihm als „*Cidaris blumenbachi*" beschriebene Corona zu dieser Art gehört. Die morphologischen Unterschiede zwischen *Nenoticidaris blumenbachi* und *N. histricoides* sind äußerst gering.

Die Art der Erhaltung des Nusplinger Fundstücks läßt sich kaum anders deuten denn als Fraßrest, der wohl von einem räuberischen Fisch stammt. Hierfür kommt in erster Linie die im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesene und mit einem Knackgebiß ausgestattete Chimäre *Ischyodus schuebleri* QUENSTEDT oder der Kugelzahnfisch *Gyrodus circularis* AGASSIZ in Frage, vielleicht auch der häufige Meerengel *Squatina acanthoderma* O. FRAAS. Ähnliche zerbissene Echinidenreste beobachtet man in den Plattenkalken von Brunn NW Regensburg (RÖPER & ROTHGAENGER 1995; RÖPER et al. 1996).

Isolierte Stacheln von *Nenoticidaris histricoides* kommen nicht selten auch in der basalen Grobfraktion der turbdiditischen Bank „E" des Nusplinger Plattenkalks vor, sind jedoch durch den Transportvorgang vor der endgültigen Sedimentation meist zerbrochen. Dieses Vorkommen zeigt an, daß die Art wohl in einem Biotop unmittelbar am Rand der Westerberg-Wanne des Nusplinger Plattenkalks lebte.

Gattung *Polycidaris* QUENSTEDT, 1857

Typusart: *Cidarites multiceps* QUENSTEDT.

Polycidaris nusplingensis n. sp.

Taf. 1, Fig. 6; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4–5

v 1999 *Polycidaris nusplingensis* nom. mskr. – DIETL et al., S. 23.
v 1999 *Polycidaris*. – DIETL & SCHWEIGERT, Abb. 59.

Holotypus: Original zu Taf. 3, Fig. 1 u. Taf. 4, Fig. 2, SMNS Inv.-Nr. 64267/1.
Paratypus: Orig. zu Taf. 5, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 64104.
Locus typicus: Nusplingen, Plattenkalk-Steinbruch auf dem Westerberg.
Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk-Formation, Oberfläche von Bank K2 (vgl. Profil ALDINGER 1930 bzw. Abb. 1), Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.
Derivatio nominis: Nach dem bisher einzigen Fundort Nusplingen.
Material: Mehrere Gesteinsplatten mit zahlreichen Stacheln und Gehäuseresten von mindestens 6 Individuen wurden geborgen.

Diagnose. – Art der Gattung *Polycidaris* mit sehr langen Primärstacheln, deren nach vorne gerichtete Dornen regelmäßig in Reihen hintereinander angeordnet sind.

Beschreibung. – Der Holotypus von *P. nusplingensis* n. sp. besteht aus einem sehr stark zerfallenen Individuum, dessen Skelettelemente noch nahe beieinander liegen. Erkennbar sind über 20 lange, bedornte Primärstacheln, zahlreiche Sekundärstacheln, Reste des zerfallenen Kieferapparats und sechs Coronabruchstücke, darunter zwei mit Ambulakralfeldern, sowie einige isolierte Primärwarzen und eine Genitalplatte. Neben den unterschiedlich langen, bedornten Primärstacheln kommen selten auch kürzere, glatte, spatelförmig abgeflachte Stacheln vor, an deren distalem Ende eine feine Streifung auftreten kann.

Die Basis der schlanken, distal spitz zulaufenden Primärstacheln ist gekerbt. An die Basis schließt sich ein fein längsgestreifter zylindrischer Abschnitt an. Ein kräftiger Ring ist meistens asymmetrisch, in einem Winkel zur Längsachse des Stachels, angeordnet. An den Ring schließt sich der wiederum fein längsgestreifte Kragen an. Der Schaft selbst ist bedornt, ansonsten jedoch glatt. Die Bedornung ist auffallend regelmäßig in Reihen angeordnet, wobei die einzelnen Dornen jeweils in distale Richtung weisen. Manche Primärstacheln sind nur einseitig bedornt. Die kurzen Sekundärstacheln sind fein längsgestreift.

Die in Reihen horizontal übereinander angeordneten Primärplatten der Interambulakralfelder weisen Warzen mit breitovalen, symmetrischen Warzenhöfen auf. Die Primärplatten werden durch Ringe aus Sekundärwarzen begrenzt, die sich an den Plattengrenzen der jeweils horizontal anschließenden Platten verengen. Dadurch fließen die Warzenhöfe im allgemeinen nicht ineinander, abgesehen von den weit apikal gelegenen Platten. Die Warzenköpfe sind durchbohrt und erheben sich deutlich über die Ringwarzen. Die etwas asymmetrischen Plattformen der Warzenköpfe weisen eine gleichfalls asymmetrische Kerbung auf. In den Zwickeln zwischen Primärwarzen und Ambulakralfeldern befinden sich unregelmäßig verteilte Miliärwarzen, die geringfügig kleiner sind als die Sekundärwarzen.

Auf eine primäre Interambulakralplatte kommen etwa 15–20 Ambulakralplatten. Bei den Poren der Ambulakralfelder handelt es sich um den P1/P2-Typ. Zwischen den Poren befindet sich eine Erhebung; sie sind somit nicht gejocht. Die Porenkanäle sind symmetrisch; Muskelansatzstellen sind praktisch nicht erkennbar. Jedes Ambulakralfeld weist eine am Plattenrand sitzende primäre Ambulakralwarze mit deutlichem Warzenhof auf. Der Warzenkopf der Primärwarze ist anscheinend nicht durchbohrt.

Die Genitalplatten weisen eine zentrale Gonopore auf (beim HT durchgebrochen), die beiderseits halbkreisförmig von Warzen umgeben ist.

Differentialdiagnose. – *P. nusplingensis* n. sp. unterscheidet sich von allen anderen Vertretern der Gattung durch seine eigentümlichen Primärstacheln. Das Fragment eines Primärstachels von *Polycidaris suevicus*, das im Zusammenhang mit der von QUENSTEDT (1857) beschriebenen Corona (Taf. 3, Fig. 3) lag und zweifellos zu dieser Art gehörte, ist wesentlich unregelmäßiger als *P. nusplingensis* n. sp., eher in der Art von *P. spinulosa* (ROEMER) bedornt. Dort weisen die Dornen jeweils seitlich vom Stachel weg. Bei dieser Art sind die gekerbten Plattformen der Warzenköpfe symmetrisch gebaut. Dennoch steht *P. suevicus* der neuen Art *P. nusplingensis* n. sp. noch am nächsten.

Ordnung Hemicidaroidea BEURLEN, 1937
Familie Pseudodiademidae POMEL, 1883

Gattung *Diplopodia* MCCOY, 1848

Typusart: *Diplopodia pentagona* MCCOY.

Diplopodia subangularis (GOLDFUSS)

Taf. 1, Fig. 1

*1826 *Cidarites subangularis* nobis. – GOLDFUSS (1826–1833), S. 122, Taf. 40, Fig. 8.
1857 *Diadema subangulare*. – QUENSTEDT, S. 737, Taf. 90, Fig. 5–6.
1874 *Diadema subangularis*. – QUENSTEDT, S. 298, Taf. 71, Fig. 64–70, 72.
1910 *Pseudodiadema subangulare* (GOLDF.). – FRAAS, S. 135, Taf. 29, Fig. 26.
1931 *Pseudodiadema subangulare* GF. – ROLL, S. 126.
1975 *Diplopodia subangularis* (GOLDFUSS). – HESS, S. 100, Taf. 38, Fig. 6.

Material: Aus dem Nusplinger Plattenkalk liegen lediglich einige wenige zusammenhängende Platten der Interambulakralfelder und einige Stacheln dieser Art in einem Speiballen vor, der auch Stacheln von *Nenoticidaris histricoides* (QUENSTEDT) sowie Platten des Seesterns *Sphaeraster tabulatus* (GOLDFUSS) enthält (SMNS Inv.-Nr. 62853, s. o.). Zum Vergleich wurden vollständige Exemplare aus der Liesberg-Subformation und der Günsberg-Formation (Oxfordium) der Ostschweiz sowie aus den Schwammkalken von Sontheim/Brenz (östliche Schwäbische Alb, Ober-Kimmeridgium) untersucht.

Beschreibung. – Das Gehäuse ist meist sehr niedrig. *Diplopodia subangularis* unterscheidet sich von *Polydiadema* nur in der Verdopplung der Porenpaare oberhalb des Ambitus. Die Poren der Ambulakralfelder sind aboral stark zweizeilig, am Ambitus einzeilig, weiter adoral schließlich wieder zwei- bis dreizeilig. Gegen das Peristom zu wird die Anordnung vielfach unregelmäßig und mehrzeilig. Die Ambulakralfelder sind gerade oder ganz leicht sinusförmig geschwungen. Das Peristom ist groß und weist Kiemenbuchten auf. Man findet kleine Phylloden. Die Gehäusedicke beträgt um 450 µm, das H/D-Verhältnis um 0,42.

Die Interambulakralplatten tragen je eine große Warze oder auch mehr als eine Warze; im letzteren Fall stehen sie dann in senkrechten Reihen. Die Zone um die interradiale Sutur ist breit. In ihr liegen aber trotzdem nur spärliche Miliärwärzchen. Die interambulakralen Primärwarzen sind gegen das Periproct der adradialen Sutur angenähert, so daß eine auch von Miliärwärzchen freie Mittelzone entsteht, welche außerdem etwas eingesenkt ist. In den Interambulakralfeldern sind kräftige Sekundärwarzen neben den ebenfalls stark hervortretenden Primärwarzen zu finden. Die Primärwarzen nehmen gegen das Periproct nur langsam an Größe ab. Auf den Ambulakralfeldern sind die Stachelwarzen gleichmäßig groß, gekerbt und durchbohrt. Die ambulakralen Stachelwarzen am Ambitus sind ungefähr gleich groß wie die Primärwarzen auf den Interambulakralfeldern. Dem Periproct zu nehmen diese aber rascher an Größe ab als die interambulakralen Primärwarzen.

Die Ambulakralplatten sind meistens dreiteilig. Seltener bestehen sie auch aus mehr als drei ambulakralen Primärplatten. Die ambulakralen Großplatten sind vom Periproct bis zum Ambitus von zwei Poren durchbrochen, am Ambitus stehen sie in einer Reihe. Unterhalb des Ambitus gegen das Peristom sind dagegen wieder zwei bis drei Reihen auf einer ambulakralen Großplatte ausgebildet.

Die Ambulakralfelder am Periproct besitzen P1-Isoporen, die dem Ambitus in P1/2-Isoporen übergehen. Unterhalb des Ambitus treten P2-Isoporen auf, direkt am Peristom in den Phylloden dann ebenfalls P2-Isoporen. Ein Neuralkanal ist nicht erkennbar.

Die Primärstacheln sind schlank, lang und dünn, von zylindrischer Gestalt. Ihre Oberfläche ist fein längsgestreift. Ein Stachelhals ist nicht ausgebildet. Die Muskelansatzfläche des gekerbten Ringes ist wie die Muskelansatzfläche innerhalb des Primärwarzenhofes symmetrisch. Der Stachel war also in alle Richtungen gleich beweglich.

Ordnung Phymosomatoida Mortensen, 1904
Familie Stomechinidae Pomel, 1883

Gattung *Stomechinus* Desor, 1856

Typusart: *Echinus bigranularis* Lamarck.

Stomechinus perlatus (Desmarest)

Taf. 2, Fig. 1

*1825 *Echinus perlatus.* – Desmarest, S. 100.
?non1826 *Echinus lineatus* nobis. – Goldfuss (1826–1833), S. 124, Taf. 40, Fig. 11.
? 1855 *Echinus lineatus.* – Fraas, S. 82.
v 1857 *Echinus lineatus.* – Quenstedt, S. 737, Taf. 90, Fig. 8.
v 1874 *Echinus lineatus.* – Quenstedt, S. 337, 360ff., Taf. 73, Fig. 16, 30; Taf. 74, Fig. 38–43.

1885 *Stomechinus* cf. *perlatus.* – Böhm & Lorié, S. 217, Taf. 18, Fig. 5.
1908 *Stomechinus perlatus* Desm. sp. – Engel, S. 456, 471.
v 1910 *E. (Stomechinus) lineatus* (Goldf.). – Fraas, S. 135, Taf. 30, Fig. 2.
1928 *Stomechinus perlatus* Desmarest sp. – Deecke, S. 346.

Material: 1 Coronarest mit zugehörigen Stacheln aus dem Nusplinger Plattenkalk (SMNS Inv.-Nr. 63899). Untersuchtes Vergleichsmaterial aus dem Ober-Kimmeridgium von Nattheim, Sontheim/Brenz sowie aus der Nollhof-Fazies vom Nollhof und von Buchheim.

Der einzige Nachweis von *S. perlatus* im Nusplinger Plattenkalk ist ein völlig zerbissenes Gehäuse aus dem Plattenkalk des Egesheimer Steinbruchs. Aufgrund der Härte und des hohen Karbonatgehalts des Einbettungsmediums war nur eine grobe mechanische Präparation möglich. Außer einigen zusammenhängenden Platten sind noch zahlreiche bis maximal 16 mm lange Primärstacheln in einem Agglomerat aus isolierten Platten und Elementen der Laterne erkennbar. Die Stacheln befinden sich jedoch nicht mehr im Verband mit den jeweiligen Stachelwarzen. Der Kieferapparat ist zerfallen und liegt noch im Umkreis der Corona verstreut. Vier der fünf Kieferelemente der Laterne sind komplett erhalten, während ein weiteres völlig in Fragmente zerbissen innerhalb des Warzen- und Stachelagglomerats liegt.

Beschreibung. – Vgl. Quenstedt 1874 und Hess 1975. Das Gehäuse erreicht eine sehr ansehnliche Größe und ist mehr oder weniger stark gewölbt. Es ist am Peristom stärker abgeflacht als am Periproct. Der Scheitelschild besitzt keine zusätzlichen Suranalplatten. Die Ambulakralplatten sind dreiteilig, jede Teilplatte erreicht die mittlere Naht des Ambulakralfeldes. Die Poren in den Ambulakralfeldern stehen in schräggestellten Dreiergruppen. Kurz vor dem Peristom nimmt die Porendichte zu, und es werden große Phylloden ausgebildet. Die Dicke der Gehäusewand beträgt um 700 µm. Auffällig ist die große Variabilität bezüglich der Gehäusehöhe. Es findet sich meist ein H/D-Verhältnis um 0,6, doch kommen große Abweichungen von diesem Wert vor.

Bei größeren Exemplaren finden sich zahlreiche Primärwarzen in den Interambulakralfeldern, bei kleineren Exemplaren entsprechend weniger. Die Primärwarzen sind klein und nicht durchbohrt. Sie besitzen einen deutlichen Warzenhof, doch fließen letztere nicht ineinander. Die Plattform ist glatt und symmetrisch. Zahlreiche kleinere Warzen sind um die Primärwarzen herum relativ verstreut und locker angeordnet. Eine warzenfreie Zone in der Mitte der Interambulakralfelder ist nur schwach ausgeprägt. Die größeren Warzen der Ambulakralfelder sind unregelmäßig angeordnet.

Die Stacheln von *S. perlatus* sind mit den Stacheln rezenter Stomechiniden vergleichbar. Die fein längsgestreiften Stacheln des Nusplinger Fundstücks entsprechen genau der Darstellung bei dem in-situ-Fund Quenstedts (1874, Taf. 73, Fig. 30) aus dem Oberjura des Hochsträß (vermutlich von Sotzenhausen stammend). Die Muskelansatzfläche des gekerbten Ringes ist ebenso wie die Muskelansatzfläche innerhalb des Primärwarzenhofes symmetrisch gestaltet. Die zugehörigen Stacheln waren folglich in alle Richtungen gleich beweglich.

Die Ambulakralfelder am Periproct besitzen P1-Isoporen, die am Ambitus in P2-Isoporen übergehen. Unterhalb des Ambitus treten weiterhin P2-Isoporen auf, direkt am Peristom in den Phylloden dann sogar P2/3-Isoporen. Ein Neuralkanal ist nicht erkennbar.

Beginnend mit Agassiz (1840) wurden die Arten *Echinus perlatus* und *Echinus lineatus* Goldfuss häufig als synonym angesehen (vgl. Deecke 1928). Nach der Abbildung von GOLDFUSS (1826–1833) zu urteilen, könnte es sich jedoch bei *Echinus lineatus* aufgrund der Anordnung der Porenkanäle auch um einen Vertreter der Gattung *Phymechinus* handeln. Auf eine möglicherweise fehlerhafte Interpretation der GOLDFUSSschen Art wies bereits QUENSTEDT (1874: 360) hin. Dies könnte allerdings nur durch eine Nachuntersuchung des GOLDFUSSschen Originalstücks geklärt werden. Die u.a. von QUENSTEDT als *Stomechinus lineatus* bestimmten Stücke aus dem oberen Weißjura lassen sich dagegen morphologisch nicht von *S. perlatus* unterscheiden und werden deswegen ebenfalls zu dieser Art gestellt. Daneben existiert allerdings im oberen Weißjura der Schwäbischen Alb noch eine weitere Art von *Stomechinus*, die sich von *S. perlatus* durch das Fehlen zweier hervortretender Warzenreihen auf den Interambulakralfeldern unterscheidet.

4. Zur Biostratinomie von *Polycidaris nusplingensis* n. sp.

Die Reste von *Polycidaris nusplingensis* n. sp. liegen in Abständen von durchschnittlich etwa 1 Exemplar pro m^2 direkt auf der Oberfläche der Kalkbank K2. Die Coronen sind stets mehr oder weniger zerfallen, wobei häufig noch einige Plättchen im Zusammenhang sind. Die Stacheln sind von den Stachelbasen abgefallen und liegen um die Reste der Coronen herum verteilt. Die langen Stacheln ließen bei flüchtiger Betrachtung einzelner Individuen an eine Strömungseinregelung denken. Es zeigte sich aber, daß die Stacheln von unmittelbar benachbart eingebetteten Individuen in völlig unterschiedlichen Richtungen liegen (vgl. Abb. 2–3). Aus diesem Grund ist nur von schwachen, in ihrer Richtung wechselnden Wasserbewegungen auszugehen. Bei Rezentversuchen wurde eine sehr kurze Zerfallszeit von Seeigelgehäusen festgestellt, die unter Umständen innerhalb weniger Tage bis zum vollständigen Zerfall in die einzelnen Skelettelemente führen kann (siehe S. 18).

Auf derselben Schichtfläche, der Oberfläche der Bank K2, kommen noch teilweise zerfallene Schlangensternreste – *Sinosura kelheimense* (BOEHM) – vor. Die Reste sind ebenfalls am Lebensort eingebettet und zerfallen. Bei einem Exemplar ist ein Arm noch im Zusammenhang mit der Körperscheibe erhalten. Schlangensterne fanden sich sonst nur sehr vereinzelt im Nusplinger Plattenkalk, allerdings ohne Zerfallsspuren. Die Art *Sinosura kelheimense* (BOEHM) kommt im fränkischen Oberjura gelegentlich extrem häufig vor. Ein neuentdecktes Massenvorkommen mit *Sinosura kelheimense* (BOEHM) und *Ophiopetra lithographica* ENAY & HESS wurde von KUTSCHER & RÖPER (1995) kürzlich aus dem Plattenkalk von Hienheim beschrieben.

5. Epibenthos im Nusplinger Plattenkalk – autochthon oder allochthon?

Die meisten Schichten des Nusplinger Plattenkalks weisen eine feine Lamination auf. Es handelt sich somit nicht um dünnbankige Kalke, sondern um echte Laminite. An dieser Stelle ist weniger die Frage zu stellen, weswegen die Schichten laminiert sind, als, weswegen eine Lamination erhalten blieb. Feinschichtungen werden normalerweise durch im Sediment lebende Organismen zerstört, indem sie sich im Sediment bewegen oder dieses gar durchfressen. Feinlaminierte Schichten zeigen deswegen in jedem Fall ein Fehlen von Bodenleben an. Nur ziemlich selten beobachtet

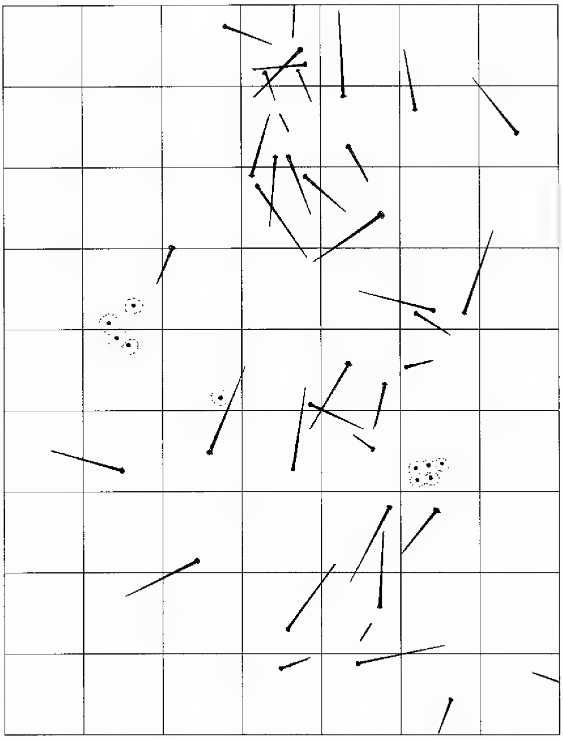


Abb. 2. Schwach eingeregelte Verteilung der Seeigelreste von *Polycidaris nusplingensis* n. sp. auf der Schichtoberfläche der Brekzienbank K2 im Nusplinger Steinbruch (Ausschnitt, mit Folie von der Gesteinsoberfläche übertragen, 1 Kästchen entspricht 10 × 10 cm).

man auf bestimmten Plattenoberflächen auch Spurenfossilien (Schweigert 1998a). Meist treten diese in Zusammenhang mit dickeren, mikritischen Bänken auf, die keine interne Lamination aufweisen. Diese Bänke sind, ebenso wie die Kalkbänke der unterlagernden Liegenden Bankkalk-Formation, bioturbat.

Das Auftreten von ganz vereinzelten Seeigelstacheln in einer laminierten Folge muß man wohl in der Regel so deuten, daß diese durch einen Freßfeind eingeschleppt wurden. In besonderer Weise gilt dies auch für die zerdrückten Gehäuse von *Paracidaris* und *Plegiocidaris*, deren Erhaltung klar zeigt, daß sie nicht an Ort und Stelle zerfallen sein können, sondern daß bereits vorher eine mechanische Zerstörung durch einen Freßfeind stattgefunden hat. Diese Seeigelreste stellen somit Speiballen dar. Dies gilt erst recht für den Fund zerbrochener Stacheln von *Nenoticidaris* zusammen mit *Diplopodia*-Stachelwarzen und den Platten von *Sphaeraster*. *Nenoticidaris histricoides* und *Diplopodia subangularis* sind aus der Nollhof-Fazies bekannt, und auch *Sphaeraster* wird aus einer ähnlichen Riffschutt-Fazies in zeitlichen Äquivalenten des Nusplinger Plattenkalks genannt (Roll 1931).

Als Verursacher der Speiballen kommen vielleicht der Kugelzahnfisch *Gyrodus* oder die in den Plattenkalken öfters gefundenen Chimären, die ein starkes Knackgebiß besitzen (Heimberg 1949), in Frage. Letztere wurden auch für die zahlreichen zerbissenen Alveolen von Belemnitenrostren verantwortlich gemacht (vgl. Hölder

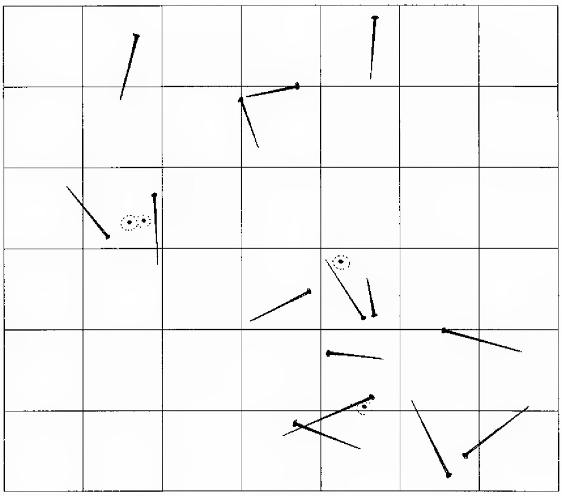


Abb. 3. Vgl. Abb. 2. Benachbarter Ausschnitt der Schichtoberfläche von K2 im Nusplinger Steinbruch mit einem anderen zerfallenen Individuum von *Polycidaris nusplingensis* n. sp.

1955). Eigentümlich ist hingegen, daß der isolierte Stachel und die zerbissene Corona von *Paracidaris* cf. *florigemma* die bisher einzigen dokumentierten Nachweise dieser Art im Oberjura der gesamten Schwäbischen Alb und gleichzeitig auch mit die jüngsten Nachweise dieser Art darstellen. Die äußerst seltenen Belege von *Paracidaris* cf. *florigemma* sowie von *Rhabdocidaris boehmi* Bantz zeigen außerdem, daß in der unmittelbaren Umgebung der Westerberg-Wanne über längere Zeit hinweg ein spezieller Biotop für diese sonst nicht überlieferten Arten existiert haben muß.

Anders sind die Verhältnisse auf der Oberfläche der Bank K2 zu deuten. Hier liegt nicht ein isoliertes Einzelexemplar vor, sondern eine Lebensgemeinschaft verschiedenster Altersstadien von ein und derselben Art. Die Stacheln liegen im Umkreis der zerfallenen Coronenreste herum verstreut, sind aber trotz ihrer teilweise beträchtlichen Länge in aller Regel nicht zerbrochen. Die Seeigel sind daher mit Sicherheit nicht einem Räuber zum Opfer gefallen, sondern an Ort und Stelle zerfallen.

Die langen, durch ihren Stachelkopf verankerungsfähigen Stacheln legen nahe, nach Anzeichen strömungsbedingter Einregelung zu suchen. Beobachtungen auf der Fundschicht und die Dokumentation der Lage der Stacheln im Schichtverband lassen indes keine bevorzugte Orientierung erkennen. Lediglich um einzelne Exemplare herum scheint es bevorzugte Ausrichtungen zu geben (vgl. Abb. 2–3). Bezieht man aber verschiedene nahe beieinander liegende Exemplare in die Betrachtung ein, sucht man vergeblich nach eindeutigen Vorzugsrichtungen. Es ist anzunehmen, daß geringfügige Wasserbewegungen, die beim Zerfall der Seeigel herrschten, bereits ausreichten, um Stacheln und Gehäuse voneinander zu trennen und manchmal eine schwache Einregelung zu bewirken. Zu einer Einsteuerung, wie man sie bei starken, in ihrer Richtung konstanten Strömungen erwarten müßte, kam es jedoch nicht. Auch irgendeine Beziehung zum Einfallen der Schichten oder zur Morphologie des Ablagerungsraums ist nicht erkennbar.

Die bemerkenswerte Anreicherung einer Art, zudem einer, die man aus dem restlichen, verhältnismäßig gut untersuchten Oberjura bisher nicht kannte, läßt vermuten, daß wir es hier mit Seeigeln zu tun haben, die an einen sehr speziellen Biotop angepaßt waren. Sie kamen augenscheinlich an Ort und Stelle um, als sich die Lebensbedingungen plötzlich wieder verschlechterten. Die einzelnen Individuen sind auch nicht zusammengeschwemmt worden, sondern in ziemlich regelmäßigen Abständen auf der gesamten Schichtfläche verteilt. Das zum Absterben führende Ereignis muß sehr rasch stattgefunden haben, da es verschiedenste Altersstadien und auch die im selben Biotop lebenden Schlangensterne gleichzeitig betroffen hat. Hier liegt also der Fall eines plötzlichen Massensterbens vor, ein sonst im Nusplinger Plattenkalk bisher nicht beobachtetes Phänomen. Die abgestorbenen Echinodermen lagen dann zumindest so lange am Meeresboden, daß sie zerfallen konnten, ehe sie dann bei erneuter Sedimentanlieferung zugedeckt wurden.

Die Zeit zwischen dem Absterben und dem Zerfall kann bereits innerhalb weniger Tage erfolgt sein, wie Rezentuntersuchungen an Echinidengehäusen gezeigt haben (KIDWELL & BAUMILLER 1990). Bei einer rezenten Seeigelart der Karibik kam es vor einigen Jahren zu einem regionalen Massensterben durch eine Krankheit (GREENSTEIN 1989). Im Nusplinger Plattenkalk läßt sich eine solche endogene Ursache ausschließen, da neben den Seeigeln auch die Schlangensterne betroffen sind, und offenbar kein einziges Individuum dieser Population dieses Ereignis überlebt hat. Eine Verschüttung, wie sie bei Echinodermen-Fossillagerstätten häufiger vorkommt (ROSENKRANZ 1971; HESS 1981) und früher auch für den Nusplinger Plattenkalk angenommen wurde (WESTPHAL 1992), scheidet in diesem Fall aus, da der Zerfall schon vor der endgültigen Einbettung eingesetzt hatte. Auch in dem von BLOOS (1973) beschriebenen Fall aus dem Unterjura waren die Echiniden bereits vor der Überdeckung mit Sediment abgestorben und teilweise zerfallen. Die Ursache des Massentods ist im Nusplinger Fall im plötzlichen Zusammenbruch ihres sehr speziellen Biotops zu suchen, höchstwahrscheinlich ausgelöst durch das Wiedereinsetzen stark anoxischer Verhältnisse (vgl. Kap. 7.5). Unmittelbar über den Echinodermen-Resten auf der bioturbaten Bank K2 folgen nämlich feinste Laminite ohne jedwede Bioturbation, die das vollständige Fehlen von Bodenleben bezeugen. In einer dieser laminierten Lagen kamen mehrere vollständige, kaum zerfallene und teilweise sogar noch mit Darminhalt erhaltene Knochenfische (*Tharsis* sp., vgl. DIETL et al. 1996, Taf. 6) zum Vorschein. Nicht zerfallene Fischreste gehören im Nusplinger Plattenkalk, abgesehen von den durch ihren Hautpanzer geschützten Meerengeln, eher zu den Ausnahmen. Ansonsten fanden sich in dieser Fischlage wenige Ammoniten, Belemniten, Aptychen und einige wenige Pflanzenreste, dagegen – abgesehen von meist stärker zerfallenen Resten der planktonischen Crinoide *Saccocoma* – keinerlei Echinodermen mehr.

6. Funktionsmorphologische Aspekte zur paläoökologischen Interpretation von Echiniden

Der wichtigste Faktor, der die lokale Verbreitung von Echiniden beeinflußt, ist die Art des Substrats. Von Echiniden-Larven ist bekannt, daß sie bestimmte Substrate benötigen, um ihre Larval-Entwicklung zu vollenden (CAMERON & SCHROETER 1980). Bei den allermeisten Arten ist zudem eine strenge Korrelation zwischen der Verbreitung der adulten Individuen und dem Substrat des Meeresbodens festzustellen (Ernst 1973; Heatfield 1965; Sheperd 1973). Auch die Hintergrundsedimentation beeinflußt ohne Zweifel die Verbreitung der Arten, einerseits direkt durch Verschmutzung ihres Gehäuses, andererseits indirekt durch Beeinflussung der Substratkonsistenz und der begleitenden Organismen. In manchen Fällen reagieren Seeigel sogar empfindlicher auf Sedimentation als andere Invertebraten, einschließlich der ausgesprochen stenöken Korallen (Moore et al. 1963). Aufgrund der Ausbildung der Merkmale von Gehäuse, Stacheln und Stachelwarzen sowie der Ambulakralporen kann man daher oft auf den Lebensraum und das herrschende Milieu rückschließen (Baumeister 1998; Baumeister & Leinfelder 1998). Allerdings können ähnliche oder identische Anpassungen aus ganz verschiedenen Gründen erfolgt sein, was sich wiederum mit Hilfe einer paläontologisch-sedimentologischen Analyse erkennen läßt. Ein gutes Beispiel für solche auf den ersten Blick widersprüchlichen Aussagen über das Milieu ergab die Auswertung von Rhabdocidariden aus dem Oxfordium und Kimmeridgium der Schwäbischen Alb und dem Schweizer Jura (Baumeister 1999).

Aus den Hartteilmerkmalen von Echiniden läßt sich die Funktionsweise der Stacheln und der Ambulakralfüßchen ableiten. Bei einem Stachel geschieht dies mit Hilfe der Morphologie des Warzenhofs auf dem Gehäuse und des gekerbten Ringes am Stachel. Ein unspezialisierter Stachel besitzt einen radiärsymmetrischen Warzenhof. Ein Stachel mit einer Vorzugsrichtung für seinen Kraftschlag besitzt dafür hingegen spezielle anatomische Anpassungen, die in verschieden starker Ausprägung und Kombination miteinander vorliegen können. Zum einen ist dies eine Zunahme der Zahl der Muskelfasern auf derjenigen Seite des Stachels und des Warzenhofs, in die der Kraftschlag erfolgen soll. Hieraus ergibt sich ein asymmetrischer Bau des Warzenhofs und des gekerbten Ringes am Stachel. Die Muskelzunahme kann dadurch gewährleistet werden, daß der Ring am Stachel an Dicke und der zugehörige Warzenhof an Durchmesser zunimmt. Außerdem kann durch eine Verlagerung der Ansatzstellen der Muskelfasern ganz nach außen an den Rand des Warzenhofs und/oder an den oberen Rand des gekerbten Ringes am Stachel eine Steigerung des Drehmoments erreicht werden, so daß sich der wirksame Hebelarm verlängert (Smith 1980a, b). Auch im letzteren Fall kann eine bevorzugte Kraftrichtung ausgebildet werden, indem auf einer Seite des gekerbten Ringes die Muskelansatzfläche stärker entwickelt ist als auf der anderen.

Ambulakralfelder und damit die korrespondierenden Ambulakralfüßchen wurden bisher fast ausschließlich unter taxonomischen Gesichtspunkten untersucht (Melville & Durham 1966). Jüngere Untersuchungen zeigten aber, daß bei einem Vergleich mit rezenten Formen ein wesentlich größerer Informationsgewinn möglich ist, speziell im Hinblick auf paläoökologische Fragestellungen (Smith 1978). Die Ambulakralfüßchen der Echiniden sind bereits bei regulären Formen meist asymmetrisch auf dem Gehäuse verteilt; auf der Aboralseite sind Füßchen mit anderer Morphologie als auf der Oralseite zu finden. Je nach ihrer Position auf dem Gehäuse erfüllen die Ambulakralfüßchen nämlich eine andere Funktion. Sie dienen nicht nur der einfachen Fortbewegung, sondern in unterschiedlichem Maße auch dem Gasaustausch oder haben sensorische Funktionen (Kükenthal & Renner 1980). Die Physiologie des Gasaustauschs und der Atmung ist bei Echiniden verhältnismäßig gut untersucht (Steen 1965; Johansen & Vadas 1967; Lewis 1968; McPherson 1968; Ulbricht & Pritchard 1972; Fenner 1973). Der funktionale Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffbedarf und der Morphologie und Größe bestimmter aboraler Ambulakralfüßchen wurde bereits beschrieben (SMITH 1980c). Weiterhin wurde die Form der Ambulakralporen bei vielen rezenten Arten untersucht und anschließend mit der Funktion der Ambulakralfüßchen und damit auch mit der Lebensweise der Art in Beziehung gesetzt. Dabei zeigte sich, daß ein Rückschluß von der Porenmorphologie auf die Funktion der Ambulakralfüßchen und damit letztendlich auch auf die Ökologie der Art prinzipiell möglich ist (SMITH 1978). So führt beispielsweise eine Dominanz motorischer Aufgaben zur Ausbildung einer deutlichen Ambulakralporeneinbuchtung, um einen verdickten Nervenstrang aufzunehmen. Diese Art von Ambulakralfüßchen ist regelmäßig gebaut und weist einen großen Porenhof auf.

7. Beziehungen zwischen Morphologie und Lebensweise der im Nusplinger Plattenkalk nachgewiesenen Seeigel im Vergleich mit rezenten Arten

7.1. *Plegiocidaris crucifera*

P. crucifera besitzt denselben Ambulakralporen-Typ wie er auch bei den rezenten Arten *Eucidaris tribuloides*, *Goniocidaris biserialis* (MORTENSEN 1928), *Cidaris cidaris* (KOEHLER 1927; MORTENSEN 1928; CHERBONNIER 1956) oder *Calveriosoma hystrix* (FARRAN 1913; CLARK 1925; MORTENSEN 1935) oder *Salmacis bicolor* auftritt (BROWN 1910; MORTENSEN 1940a; BALINSKY 1958). Diese verschiedenen rezenten Echiniden besiedeln jedoch deutlich unterschiedliche Lebensräume.

Die Postulierung eines Lebensraumes, der dem Biotop von *Salmacis bicolor* oder von *Calveriosoma hystrix* ähnelte, kann aus denselben Gründen wie bei *P. florigemma* (vgl. Kap. 7.3) ausgeschlossen werden.

Das Fehlen von C-Ambulakralfüßchen zeigt prinzipiell an, daß keine Sauerstoff-Mangelereignisse auftreten dürfen, oder die Sauerstoffkonzentration im Meerwasser zumindest nicht dauerhaft erniedrigt sein darf. Das Fehlen von Ambulakralfüßchen mit Saugscheibe auf der Gehäuseoberseite spricht weiterhin dafür, daß nur mit einer geringen Sedimentationsrate zu rechnen ist. Aufgrund der geringen Anzahl von Pedicellarien bei *P. crucifera* konnte nämlich eine Reinigung des Gehäuses von Sedimentpartikeln sicher nur langsam erfolgen.

Eucidaris tribuloides weist zwar ähnlich kurze, kräftige Stacheln wie *P. crucifera* auf, aber diese besitzen einen radiärsymmetrischen Aktionsradius. Man darf daher annehmen, daß der Lebensraum von *P. crucifera* auch nicht demjenigen von *Eucidaris tribuloides* entsprach.

Im Gegensatz dazu besaßen die Stacheln von *P. crucifera* eine bevorzugte Schlag- oder Bewegungsrichtung, was für eine bevorzugte Fortbewegung mit den Stacheln spricht. Die Ambulakralfüßchen waren hingegen nicht zahlreich und kräftig genug, um das schwere Gehäuse von *P. crucifera* effektiv zu bewegen. Es ist daher anzunehmen, daß dieser Seeigel sich, wie fast alle rezenten Cidaridae des tieferen Wassers, allein auf seinen Stacheln vorwärts bewegte. Von rezenten Cidaroiden ist bekannt, daß sie nicht in der Lage sind, sich fortzubewegen, wenn ihre Primärstacheln entfernt wurden (LAWRENCE 1976). Diese waren aber nur dann zur Fortbewegung geeignet, wenn man ein einigermaßen festes und stabiles Substrat voraussetzt. Weiterhin darf ein gewisses Bodenrelief angenommen werden, da *P. crucifera* nicht die langen Stacheln besitzt, wie sie für Cidariden typisch sind, die einen flachen Meeresboden besiedeln.

Die beiden rezenten Cidariden *Goniocidaris biserialis* und *Cidaris cidaris* besitzen im Gegensatz zu *P. crucifera* sehr lange und relativ dünne Stacheln.

7.2. *Rhabdocidaris boehmi*

Rhabdocidaris boehmi besitzt eine Ambulakralporen-Anordnung ähnlich derjenigen bei den rezenten Arten *Phyllacanthus imperialis* (vgl. Kap. 7.4), *Prionocidaris baculosa* (Balinsky 1958; James & Pearse 1969; Clark 1976) oder *Plococidaris verticillata* (Mortensen 1927, 1928).

Die physiologischen Folgerungen aus der C1-C2-Ambulakralporen-Anordnung gelten entsprechend dem oben diskutierten Vergleich mit den Verhältnissen bei der rezenten Art *Phyllacanthus imperialis*. Die Anwesenheit von typischen und sogar ausgesprochen großen C1-Isoporen, deren Ambulakralfüßchen sicherlich eine rein respiratorische Funktion hatten, zeigt jedoch, daß *R. boehmi* an einen Lebensraum mit insgesamt geringer Sauerstoffkonzentration angepaßt gewesen sein muß. Er dürfte in einem Milieu gelebt haben, in dem der Sauerstoffgehalt am Meeresboden zumindest zeitweise erheblich reduziert war. Dies ist wohl auch daran zu erkennen, daß bei sehr nahe verwandten Rhabdocidariden (z.B. *R. rhodani*) im Einbettungsmedium oftmals erhebliche Mengen an Glaukonit nachzuweisen sind. Diese Interpretation wird von der begleitenden sedimentologischen Analyse gestützt, während aus dem alleinigen Vorkommen von C2-Poren in den Ambulakralfeldern nur auf eine hohe Sauerstoffaufnahmefähigkeit der Art geschlossen werden kann, da es auch *Rhabdocidaris*-Arten gibt, die in einem gut mit Sauerstoff versorgten Lebensraum lebten (Baumeister 1999).

Weiterhin zeigt das weitgehende Fehlen von C2-Ambulakralporen auf der Gehäuseoberseite an, daß dieser Echinide sich ebenso wie der oben genannte *Nenoticidaris histricoides* (Kap. 7.4) nur mit Hilfe seiner Pedicellarien von herunterrieselndem Sediment befreien konnte. Zumindest die Zahl großer Pedicellarien muß bei *R. boehmi* aufgrund des Fehlens von pedicellarientragenden Wärzchen gering gewesen sein, was wiederum auf ein Biotop mit sehr geringer Sedimentationsrate schließen läßt.

Eine fehlende Neigung der Primärwarzen tragenden Interambulakralplatten von *R. boehmi* sowie die fehlende Verlagerung des Warzenkopfs an die adapikale Grenze des Warzenhofs zeigen, daß es keine so offensichtlichen morphologischen Veränderungen des Stachelhalteapparates wie bei der verwandten Art *R. rhodani* gibt (vgl. Baumeister & Leinfelder 1998). Diese Stacheln dürften es *R. boehmi* somit kaum ermöglicht haben, über den Meeresgrund zu „stelzen“. Für *R. boehmi* ist deshalb keine sehr ausgeprägt vagile Lebensweise anzunehmen. Die Anwesenheit von C2-Isoporen auf der Gehäuseunterseite weist jedoch darauf hin, daß dieser Seeigel seine Ambulakralfüßchen zur Lokomotion verwenden konnte, weswegen man für *R. boehmi* immerhin eine beschränkt vagile Lebensweise annehmen kann. Allerdings mußten die Aktivitäten dieser Art auf Biotope mit ausreichend festem Substrat beschränkt bleiben.

7.3. *Paracidaris florigemma*

Der Ambulakralporen-Typ von *P. florigemma* entspricht demjenigen bei den rezenten Arten *Goniocidaris biserialis* (Mortensen 1928), *Cidaris cidaris*, *Calverioso-*

ma hystrix oder *Salmacis bicolor* (vgl. Kap. 7.1). Diese Echiniden besiedeln aber deutlich unterschiedliche Lebensräume.

Calveriosoma hystrix kommt auf schlammigem und ziemlich weichem Substrat vor. Zur Fortbewegung besitzt diese Art kleine, dünne und auf der Gehäuseunterseite paddelförmig gestaltete Stacheln. Ihr Gehäuse ist deutlich breiter und wesentlich höher als dasjenige von *P. florigemma*. Die Gehäuseplatten sind außerdem wesentlich dünner, was zu einer geringeren Stabilität des Gehäuses führt. Das Gehäuse von *P. florigemma* ist dagegen sehr massiv und stabil. Ein Leben auf Weichgründen wäre ihm schon aus dem Grunde nicht möglich gewesen, da er kaum zu einem Ortswechsel befähigt gewesen und vielleicht sogar im Substrat eingesunken wäre. So läßt sich aufgrund der übrigen anatomischen Eigenschaften des Gehäuses und der Stacheln von *P. florigemma* ausschließen, daß dieser einen Lebensraum besiedelte, der demjenigen von *Calveriosoma hystrix* ähnelte.

Gegen eine ähnliche Lebensweise wie *Salmacis bicolor* spricht der Vergleich der Anordnung der Ambulakralporen und die Form und Stabilität des Gehäuses. *S. bicolor* besitzt aboral und oral jeweils drei Porenreihen, bildet aber wie *P. florigemma* keine Phylloden aus. Das Gehäuse ist relativ dünn und sehr variabel in den Dimensionen. Das H/D-Verhältnis kann stark schwanken, je nach Lebensraum, in dem das Exemplar gefunden wurde. *S. bicolor* kommt im flachen Wasser des Gezeitenbereiches vor, findet sich jedoch häufiger im subtidalen Bereich bis ca. 120 m Wassertiefe auf relativ festem Untergrund. Die Bestachelung ist sehr dünn. Die Fortbewegung wird größtenteils von den Ambulakralfüßchen bewerkstelligt. Das Fehlen von C-Ambulakralfüßchen zeigt, daß keine Anpassung an Sauerstoffmangelereignisse vorliegt, und damit die Sauerstoffkonzentration am Lebensort nicht dauernd erniedrigt gewesen sein kann. Das Fehlen von Ambulakralfüßchen mit Saugscheibe auf der Gehäuseoberseite spricht weiterhin gegen hohe Sedimentationsraten. Ohne diese Ambulakralfüßchen ist nämlich eine Reinigung des Gehäuses nur mit Hilfe der Pedicellarien möglich. Diese sind bei *P. florigemma* nicht sehr zahlreich gewesen, wie man an der Anzahl der ursprünglich Pedicellarien tragenden Wärzchen erkennen kann, so daß eine Entfernung von sedimentierten Teilchen nur langsam vonstatten gehen konnte.

Die beiden verglichenen Cidariden, *Goniocidaris biserialis* und *Cidaris cidaris* besitzen Stacheln mit asymmetrischem Aktionsradius. Sie besiedeln auch etwas andere Lebensräume als die beiden erstgenannten Arten. *G. biserialis* findet man heute im Japanischen Meer in Wassertiefen von ca. 80–500 m. Er kommt bevorzugt auf festerem Substrat und auf Hartgründen vor. *C. cidaris* tritt, vertreten durch verschiedene Unterarten, im Atlantik und im Mittelmeer in Tiefen von 50–2000 m auf. Man kann diese Art ebenfalls bevorzugt auf festem Meeresgrund oder auf Hartgründen finden. Beide Cidariden besitzen im Gegensatz zu *P. florigemma* sehr lange und relativ dünne Stacheln, mit denen sie sich wie auf Stelzen über den Grund bewegen. Gebiete mit stärkeren Strömungen werden gemieden, denn ein Festhalten ist ihnen aus Mangel an Ambulakralfüßchen mit Saugscheiben nicht möglich.

Eucidaris tribuloides besitzt dagegen sowohl denselben Porentyp, als auch ähnlich kurze, kräftige Stacheln wie *P. florigemma*, die gleichfalls einen radiärsymmetrischen Aktionsradius aufweisen. Man darf daher annehmen, daß der Lebensraum von *P. florigemma* von den verglichenen Formen demjenigen von *E. tribuloides* am ähnlichsten war. *E. tribuloides* lebt in Riffen in geschützten Verstecken, kommt aber auch auf Hartgründen in Wassertiefen von bis zu 70 m vor. Dabei bewegt er sich mit Hilfe seiner Stacheln sehr geschickt über Felsen und Korallenblöcke.

Die Stacheln von *P. florigemma* sind sehr kräftig gebaut. Der Kraftschlag der Primärstacheln war bei manchen Exemplaren in eine Richtung etwas bevorzugt, bei anderen hingegen nicht. Es ist anzunehmen, daß sich diese Seeigelart auf ihren Stacheln vorwärts bewegte, sich aber durchaus auch mit den Ambulakralfüßchen auf hartem Substrat festhalten konnte. Die Ambulakralfüßchen waren hingegen wohl nicht zahlreich und kräftig genug, um das schwere Gehäuse dauerhaft zu bewegen. Sie waren sicherlich nur dann zur Fortbewegung geeignet, wenn ein einigermaßen festes Substrat vorhanden war.

Da *P. florigemma* beide morphologischen Stachel- und Warzenformen ausbildet, muß man annehmen, daß diese Art auch in der Lage war, einen Lebensraum zu besiedeln, der sowohl dem Lebensraum von E. *tribuloides* ähnlich war, als auch denen von *C. cidaris* oder *G. biserialis*. Diese Fähigkeit zur Besiedelung unterschiedlicher Lebensräume könnte die lange Lebensdauer der Art erklären, und damit auch die weite Verbreitung in verschiedenartigen Faziestypen.

7.4. *Nenoticidaris histricoides*

Die Art *Nenoticidaris blumenbachii* besitzt eine Ambulakralporen-Anordnung, die einer Kombination der Ambulakralporen-Anordnung bei den rezenten Echinoiden *Phyllacanthus imperialis* (Mortensen 1928; Clark 1946; Clark 1966) und *Cidaris cidaris* (vgl. Kap. 7.1) gleicht.

Eine C1-C2-Ambulakralporen-Anordnung, wie sie in typischer Weise bei der rezenten Art *Phyllacanthus imperialis* ausgebildet ist, tritt gerade bei solchen Echinoiden auf, die eher einen Lebensraum in flachen und höherenergetischen Küstenbereichen bevorzugen. *P. imperialis* wurde bisher aus einer maximalen Tiefe von 73 m geborgen und kommt ansonsten vor allem in Korallenriffen des Indopazifiks vor. Dort kommt es, mit Ausnahme des Bereichs der Lagunen, nicht zu Sauerstoff-Mangelverhältnissen. Im ruhigen Wasser der Lagunen kann allerdings bei hoher Temperatur und starker Sonneneinstrahlung durchaus eine erniedrigte Sauerstoffkonzentration auftreten. In diesen lagunären Gewässern kommt *P. imperialis* aber normalerweise nicht vor. Im Lebensraum von *P. imperialis* ist somit lediglich von relativ hohen Wassertemperaturen auszugehen. Die Arten der Gattung *Phyllacanthus* sind im allgemeinen außerordentlich großwüchsig (Mortensen 1928). Derartig große Exemplare benötigen eine zusätzliche respiratorisch wirksame Oberfläche, da das Verhältnis von Gehäuseoberfläche zum Gehäusevolumen, das heißt der respiratorisch wirksamen Oberfläche, mit zunehmendem Gehäusevolumen für die Respiration immer ungünstiger wird. Erschwerend kommt noch hinzu, daß das System zum Austausch und Transport von Flüssigkeit aus dem Körperinneren heraus und wieder hinein bei Echinoiden ganz allgemein nicht sonderlich effektiv ist. Dies dürfte wohl auch für die fossilen Arten gegolten haben. Die Sauerstoffversorgung dürfte indessen das physiologische Hauptproblem dieser großen Echinoiden darstellen. Eine der möglichen Anpassungen an dieses Problem stellt eine vorwiegend sessile Lebensweise dar, da bei geringerer Muskeltätigkeit ein verminderter Sauerstoffbedarf besteht. Sowohl *N. histricoides* als auch *N. blumenbachii* kommen jedoch in Gesteinsschichten zusammen mit solchen Seeigeln vor, die keine für die Respiration spezifischen Anpassungen aufweisen. Aus der Größe des Gehäuses von *P. histricoides* kann man daher lediglich ableiten, daß in seinem Lebensraum relativ hohe Wassertemperaturen herrschten. Das große Gehäuse besitzt eine verhältnismäßig geringe Wandstärke. In höherenergetischen Gewässern dürfte *N. histricoides* eher in Verstecken oder Spalten gelebt haben, die ihn vor dem Einfluß von Strömungen schützten. Das Fehlen von Ambulakralfüßchen mit Saugscheibe auf der Gehäuseoberseite spricht weiterhin dafür, daß keine stärkere Sedimentation vorkam. Ohne derartige Ambulakralfüßchen ist eine Reinigung des Gehäuses nur mit Hilfe der Pedicellarien möglich. Da diese bei *N. histricoides* aber nicht sehr zahlreich waren, konnte eine Entfernung von sedimentierten Partikeln nur langsam vonstatten gehen.

Die Neigung der Primärwarzen tragenden Interambulakralplatten von *N. histricoides* sowie die Asymmetrie und Verlagerung des Warzenkopfes an die adapikale Grenze des Warzenhofes zeigen besondere morphologische Anpassungen des Stachelhalteapparates. Die Stacheln ermöglichten es *N. histricoides*, analog zu der rezenten Art *Cidaris cidaris*, über den Meeresgrund zu stelzen. Aufgrund seiner schwächer ausgebildeten Stacheln und Warzen dürfte er jedoch weniger agil gewesen sein. Die Plattformen der Primärwarzen bei *C. cidaris* sind leicht asymmetrisch gebaut. Allerdings besitzt er keine C-Isoporen und erreicht auch nicht die Größe von *P. histricoides*. Der Lebensraum von *P. histricoides* war auf Biotope mit ausreichend festem Substrat beschränkt. Man kann vermuten, daß diese Art in warmen Gewässern eher eine annähernd sessile, in kühlen Gewässern hingegen vielleicht auch eine etwas vagilere Lebensweise besaß.

7.5. *Polycidaris nusplingensis* n. sp.

Der Ambulakralporen-Typ von *Polycidaris nusplingensis* n. sp. ist in ähnlicher Weise bei den rezenten Arten *Astropyga pulvinata* (MORTENSEN1940; CLARK 1976), *Centrostephanus nitidus* (MORTENSEN 1940; FELL 1975) oder *Centrostephanus longispinus* (KOEHLER 1927; MORTENSEN 1940; CHERBONNIER 1956) verwirklicht. Die rezenten Echinoiden mit einer derartigen Ambulakralporen-Anordnung kommen nur in Stillwasserbiotopen vor und ertragen nur eine mäßige Sedimentationsrate. Die Notwendigkeit zu einem kräftigen Festhalten auf dem Substrat besteht dort nicht. Das Vorhandensein von P1/2-Ambulakralfüßchen zeigt an, daß die Sauerstoffversorgung vermutlich etwas herabgesetzt war. Allerdings war wohl kein sehr starkes Sauerstoffdefizit vorhanden, da bei *P. nusplingensis* n. sp. nur P1/2-Ambulakralfüßchen, jedoch keine C1-Ambulakralfüßchen vorhanden waren.

Zusammen mit dem offensichtlichen Fehlen von abgeflachten Stacheln zum Schutz der Aboralseite deutet die alleinige Anwesenheit von P1/2-Isoporen darauf hin, daß *P. nusplingensis* n. sp. entweder nur in Höhlenverstecken vor der Hintergrundsedimentation geschützt war oder daß die Hintergrundsedimentation an sich sehr gering war. Da am Meeresboden der Plattenkalk-Wanne keine Höhlungen vorhanden gewesen sein können, muß eine geringe Sedimentationsrate angenommen werden, so daß es genügte, das Gehäuse mit Hilfe der Pedicellarien von Sedimentpartikeln zu reinigen. Daß die Sedimentationsrate im Nusplinger Plattenkalk zeitweise auch wesentlich höher war, zeigen sedimentologische und biostratinomische Beobachtungen (BANTEL et al. 1999; SCHWEIGERT 1999).

Das im Verhältnis zur Länge der Primärstacheln kleine Gehäuse von *P. nusplingensis* n. sp. besitzt keine allzu hohe Wandstärke und war damit relativ instabil. Die langen Stacheln sind nicht mit denen vergleichbar, wie sie bei den oben genannten rezenten Arten auftreten. Der Bau der Primärwarzen tragenden Interambulakralplatten sowie die Verlagerung des Warzenkopfs an die adapikale Grenze des Warzenhofs und die hoch aufragenden Warzenköpfe zeigen, daß es morphologische Veränderungen des Stachelhalteapparates wie bei *Rhabdocidaris rhodani* gibt (vgl. Baumeister & Leinfelder 1998). Diese Stacheln ermöglichten es *P. nusplingensis* n. sp. ebenfalls, über den Meeresgrund zu „stelzen". Für *P. nusplingensis* n. sp. ist deshalb eine vagile Lebensweise anzunehmen, wobei das Vorhandensein eines ausreichend festen Substrats Voraussetzung war. Die Beschränkung des Vorkommens der Art auf die Oberfläche der Turbiditbank K2 zeigt, daß diese zur Zeit der Besiedelung durch *P. nusplingensis* n. sp. bereits hinreichend konsolidiert gewesen sein muß.

Die Art *P. nusplingensis* n. sp. ist im Nusplinger Plattenkalk autochthon und kommt nicht zusammen mit den übrigen oben beschriebenen Echiniden vor. Dieses Vorkommen in hoher Individuenzahl deutet darauf hin, daß es sich um einen typischen r-Strategen handelte.

7.6. *Diplopodia subangularis*

Der Bau der Ambulakralporen von *Diplopodia subangularis* entspricht im wesentlichen demjenigen bei *Polycidaris nusplingensis* n. sp. (vgl. Kap. 7.5), so daß man daraus für die Lebensweise teilweise analoge Schlußfolgerungen ziehen kann.

Die oralen Stacheln der rezenten Echinoiden mit vergleichbarem Ambulakralporenbau sind kurz, leicht gekrümmt und an der Spitze ganz leicht verdickt, jedoch noch nicht keulenförmig. Die Stacheln von *D. subangularis* waren im Prinzip ähnlich gestaltet (vgl. Taf. 1, Fig. 1). Jedenfalls zeigen die kleinen Primärwarzen und deren geringe Häufigkeit an, daß keine großen Stacheln auf dem Gehäuse saßen. *D. subangularis* benutzte wohl auch ihre Stacheln zur Fortbewegung. Da diese kleineren Stacheln aber doch wesentlich zahlreicher waren als diejenigen etwa von *Rhabdocidaris*-Arten, kann man annehmen, daß das Substrat nicht ganz so stark verfestigt war, wie das bei letzteren vorausgesetzt werden muß. Das Gehäuse der *D. subangularis* ist sehr dünn, verhältnismäßig klein und gegen größere mechanische Belastungen nicht stabil. *Diplopodia* besiedelte vermutlich ähnlich ruhige Lebensräume wie *Rhabdocidaris*, nur war die letztere noch stärker an eine schwankende Sauerstoffversorgung angepaßt.

7.7. *Stomechinus perlatus*

S. lineatus besitzt einen gemischten Ambulakralporen-Typ, wie er beispielsweise bei den rezenten Arten *Echinus acutus* (vgl. Farran 1913; Koehler 1927; Cherbonnier 1965), *Paracentrotus lividus* (vgl. Kitching & Ebling 1961; Neill & Larkum 1965; Gamble 1967) und *Evechinus chloroticus* (vgl. Fell 1952; McRae 1959; Dix 1970). Diese Echinoiden leben jeweils in relativ unterschiedlichen Milieus. *E. acutus* lebt auf relativ weichem Substrat wie Sand oder festen Schlamm in Tiefen von 20–1400 m und ist in Tiefen von 100–400 m am weitesten verbreitet. *P. lividus* lebt in stärker geschützten Arealen an der Küste bis in Tiefen von 80 m. *E. chloroticus* kommt im flachen Wasser bis in Tiefen von etwa 38 m vor und versteckt sich dort in Höhlen und Spalten.

Bei *S. perlatus* stehen wie bei den verglichenen rezenten Echinoiden drei Porenpaare schräggestellt in den breiten Ambulakralfeldern. Kurz vor dem Peristom nimmt aber die Porendichte stark zu, und es werden große Phylloden ausgebildet. Bei keiner der oben genannten rezenten Arten sind Phylloden vorhanden. Die

Gehäuseformen sind dagegen wieder sehr ähnlich. Der Bau von *S. perlatus* vereinigt in sich einerseits Anpassungen an einen niederenergetischen Lebensraum (Gehäuseform, geringe Dicke der Gehäusewand, P1/2-Isoporen auf der Gehäuseoberseite) und andererseits auch Anpassungen an einen höherenergetischeren Lebensraum (P3-Isoporen auf der Gehäuseunterseite, Ausbildung starker Phylloden). Es ergab sich dadurch für diese Art vermutlich die Möglichkeit, fast jeden marinen Lebensraum zu besiedeln. Er kann damit als ein echter Generalist angesehen werden, von dessen Vorkommen man nicht auf ein besonderes Milieu schließen kann.

Im Schweizer Jura ist *S. perlatus* von niederenergetischen Milieubedingungen, wie sie zur Zeit der Bildung des Terrain à Chailles vorherrschten, über die in höherenergetischem Milieu abgelagerte Liesberg-Subformation und die Microsoleniden-Mergel im Oxfordium von Lothringen bis in die teilweise hochenergetische Bedingungen anzeigende Günsberg-Formation verbreitet. Im Schwäbischen Jura kommt die Art vor allem in der Nollhof-Fazies der Zementmergel-Formation (z.B. Buchheim) sowie in Korallen- und Schwammkalken der östlichen Schwäbischen Alb (Nattheim, Sontheim/Brenz) vor.

8. Literatur

Achenbach, A. (1856): Geognostische Beschreibung der Hohenzollerschen Lande. – Z. Dtsch. geol. Ges., **1856**: 331–482, 1 Kt.; Berlin.

Agassiz, L. (1840): Déscription des Echinodermes fossiles de la Suisse, Seconde Partie, Cidaridés. – Mém. Soc. Helv. Sci. nat., **4**: 1–97, 23 Taf.; Neufchâtel.

Aldinger, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral., Geol., Paläont., B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

Ammon, L. v. (1919): Über Seeigel mit erhaltener Stachelbewaffnung aus den Juraplattenkalken. – Geogn. Jh., **29/30**: 315–319, 3 Abb.; München.

Balinsky, B. I. (1958): The echinoderms. – *In*: MacNae, W. & Kalk, M. (eds.): A natural history of Inhaca Island. 96–107, 4 Abb.; Johannesburg (Witwatersrand Univ. Press).

Bantel, G., Schweigert, G., Nose, M. & Schulz, H.-M. (1999): Mikrofazies, Mikro- und Nannofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **279**: 1–55, 12 Taf., 5 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Bantz, H. U. (1969): Echiniden aus Plattenkalken der Altmühlalb und ihre Biostratinomie. – Erlanger geol. Abh, **78**: 1–35, 7 Taf., 1 Abb.; Erlangen.

Baumeister, J. G. (1998): Funktionsmorphologie und Paläoökologie jurassischer regulärer Echinoiden des nordwestlichen Tethys-Schelfs. Diss. Univ. Stuttgart, 228 S., 225 Abb.; Stuttgart.

– (1999): Vergleich der Funktionsmorphologie und Paläoökologie zweier Rhabdocidariden (Echinodermata: Cidaridae). – Paläont. Z., **73**: 319–326, 8 Abb.; Stuttgart.

Baumeister, J. G. & Leinfelder, R. R. (1998): Constructional morphology and palaeoecological significance of three Late Jurassic regular echinoids. – Palaeontology, **41**: 203–219, 3 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; London.

Bloos, G. (1973): Ein Fund von Seeigeln der Gattung *Diademopsis* aus dem Hettangium Württembergs und ihr Lebensraum. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **5**: 1–25, 3 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

Böhm, A. & Lorié, J. (1885): Die Fauna des Kelheimer Diceras-Kalks. 3. Abth.: Echinoideen. – Palaeontographica, **31**: 193–224, 2 Taf.; Kassel.

Bourseau, J.-P., Bernier, P., Barale, G., Buffetaut, E., Gaillard, J., Gall, J.-C., Roman, J. & Wenz, S. (1994): Taphonomie des Echinides du gisement de Cerin (Kimméridgien supérieur, Jura méridional, France). Implications environnementales. – Geobios, Mém. spéc., **16**: 37–47, 1 Taf., 4 Abb.; Lyon.

Brown, R. N. R. (1910): Echinoidea from the Kerimba Archipelago, Portuguese East Africa. – Proc. Roy. phys. Soc. Edinburgh, **18**: 36–44; Edinburgh.

Cameron, R. A. & Schroeter, S. C. (1980): Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. – Mar. Ecol., Progr. Ser., **2**: 243–247, 2 Tab.; London.

CHERBONNIER, G. (1956): Les Echinodermes de Tunisie. – Bull. Stat. océanogr. Salammbô, **53**: 1–23, 1 Abb.; Carthage.

CLARK, A. M. (1966): Port Philip Survey 1957–1963, Part I, Echinodermata. – Mem. Nat. Mus. Victoria, **27**: 289–356, 4 Taf., 9 Abb., 3 Tab.; Victoria.

– (1976): Echinoderms of coral reefs. – Biol. Geol. Coral Reefs, **3**: 95–123; New York.

CLARK, H. L. (1925): A catalogue of the recent sea urchins in the collection of the British Museum (Nat. Hist.). 250 S., 12 Taf.; London (British Museum of Natural History).

– (1946): The echinoderm fauna of Australia: its composition and origin. – Publ. Carnegie Inst., **566**: 1–567; Washington.

DEECKE, W. (1928): Echinoidea jurassica. – *In*: POMPECKJ, J. F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus, 1: Animalia, **39**: 1–540; Berlin (W. Junk).

DESMAREST, A. C. (1825): Oursins. – Dictionnaire des Sciences naturelles, **37**: 59–102; Strasbourg & Paris.

DIETL, G. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk – eine Fossillagerstätte im Oberjura der Schwäbischen Alb. – *In*: HEIZMANN, E. P. J. (Hrsg.): Zwischen Schwarzwald und Ries. Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, **2**, 129–138, 19 Abb.; München (Pfeil).

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ZÜGEL, P. & HUGGER, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **154**: 63–74 , 4 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (1999): Nusplinger Plattenkalk. Eine tropische Lagune der Jura-Zeit. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **45**: 1–63, 59 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., SCHWEIGERT, G. & GRAWE-BAUMEISTER, J. (1999): Echinodermen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäb. Alb) – ursprünglicher Lebensraum, Lebensweise und Erhaltung. – Terra Nostra, **99/8**: 23; Berlin.

DIX, T. G. (1970): Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. – N. Zeal. J. marine freshwater Res., **4**: 91–116, 8 Abb., 6 Tab.; Wellington.

DURHAM, J. W., FELL, H. B., FISCHER, A. G., KIER, P. M., MELVILLE, R.V., PAWSON, D. L. & WAGNER, C. D. (1966): Echinoids. – *In*: MOORE, R. C. (ed.): Treatise of Invertebrate Palaeontology, Part U, 212–646, 366 Abb.; Lawrence & New York (University of Kansas Press & Geological Society of America).

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. XXXI+645 S., 6 Taf., 265 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

ERNST, G. (1973): Aktuopaläontologie und Merkmalsvariabilität bei mediterranen Echiniden und Rückschlüsse auf die Ökologie und Artumgrenzung fossiler Formen. – Paläont. Z., **47**: 188–216, 2 Taf., 9 Abb.; Stuttgart.

ESER, F. (1854): Über Pflanzen- und Thierüberreste aus dem plattenförmigen Jurakalk von Nusplingen im Bernerthal (Vortragsbericht). – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **10**: 29–30; Stuttgart.

FAHRION, H. (1937): Ein Beitrag zur Entstehung der Nusplinger Kalkschiefer auf Grund neuer Fossilfunde. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **26**: 60–65; Stuttgart.

FARRAN, G. P. (1913): The deep-water Asteroidea, Ophiuroidea and Echinoidea of the West coast of Ireland. – Scient. Invest. Fish. Brch. Ireland, **6**: 1–66; Dublin.

FELL, H. B. (1952): Echinoderms from South New Zealand. – Zool. Publ. Victoria Univ. Coll., **18**: 1–37, 25 Abb.; Wellington.

FELL, F. J. (1975): The Echinoid Genus *Centrostephanus* in the South Pacific Ocean with a Description of a New Species. – J. Roy. Soc. New Zealand, **5**: 179–193, 5 Abb., 1 Tab.; Wellington.

FENNER, D. H. (1973): The respiratory adaptations of the podia and ampullae of echinoids (Echinodermata). – Biol. Bull., **145**: 323–339, 7 Abb., 2 Tab.; Lancaster.

FRAAS, E. (1910): Der Petrefaktensammler. VI+249 S., 72 Taf., 139 Abb.; Stuttgart (Lutz).

– (1926): Führer durch die Naturaliensammlung zu Stuttgart. I. Die geognostische

Sammlung Württembergs im Parterresaal (5. Aufl., bearb. von F. BERCKHEMER). IV+88 S., 14 Taf., 14 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

FRAAS, O. (1854): Nusplingen – ein Seitenstück zu Solnhofen. – Correspondenzbl. zool.-mineral. Ver. Regensburg, **8**: 71–76; Regensburg.

– (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**. 190 S., 288+21 Abb.; Korb (Goldschneck).

GAMBLE, J. C. (1967): Ecological studies on *Paracentrotus lividus* (LMK.). – *In*: LYTHAGOE, J. W. & WOODS, J. I. (Hrsg.): Underwater Association Report 1966–67: 85–88, 4 Abb., 1 Tab.; Valetta (T.W.G. Industrial Research Promotions).

GOLDFUSS, A. (1826–1833): Petrefacta Germaniae. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder, Band 1. 252 S., 71 Taf.; Düsseldorf (Arnz).

GREENSTEIN, B. J. (1989): Mass mortality of the West-Indian echinoid *Diadema antillarum* (Echinodermata, Echinoidea). – Palaios, **4**: 487–492; Lawrence/Kansas.

HEATFIELD, B. M. (1965): Studies on substrate preferences of the sea urchins *Arbacia punctulata* and *Strongylocentrotus dröbachiensis*. – Biol. Bull., **129**: 407; Lancaster.

HEIMBERG, G. (1949): Neue Fischfunde aus dem Weissen Jura zeta von Württemberg. – Palaeontographica, A, **97**: 75–98, 4 Taf., 10 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

HESS, H. (1975): Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. – Veröff. naturhist. Mus. Basel, **8**: 1–130, 48 Taf., 57 Abb., 2 Tab.; Basel.

– (1981): Ein neuer Seestern (*Mesotremaster zbindeni* n. sp.) und andere Echinodermen aus dem mittleren Oxford von Reuchenette (Berner Jura). – Eclogae geol. Helvet., **74**: 681–699, 3 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Basel.

HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. – Aus der Heimat, **63**: 88–92, 6 Abb.; Öhringen.

JAMES, D. B. & PEARSE, J. S. (1969): Echinoderms from the Gulf of Suez and the Northern Red Sea. – J. mar. biol. Assoc. India, **11**: 78–125, 4 Abb.; Mandapam Camp/Indien.

JOHANSEN, K. & VADAS, R. L. (1967): Oxygen uptake and responses to respiratory stress in sea urchins. – Biol. Bull., **132**: 16–22, 3 Abb.; Lancaster.

KIDWELL, S. M. & BAUMILLER, T. (1990): Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. – Paleobiology, **16**: 247–271, 16 Abb., 3 Tab.; Chicago.

KOEHLER, R. (1927): Les echinodermes des mers d'Europe, **2**, 339 S.; Paris (Doin et Cie.).

KÜKENTHAL, W. & RENNER, M. (1980): Leitfaden für das Zoologische Praktikum. 18. Aufl., 478 S.; Stuttgart (G. Fischer).

KUTSCHER, M. & RÖPER, M. (1995): Die Ophiuren des „Papierschiefers“ von Hienheim (Malm zeta 3, Untertithon). – Archaeopteryx, **13**: 85–99, 5 Taf., 1 Abb.; Eichstätt.

LAWRENCE, J. M. (1976): On the role of the tube feet and spines in the righting response of sea urchins (Echinodermata, Echinoidea). – Amer. Zool., **16**: 228; Lawrence/Kansas.

LEWIS, J. B. (1968): Comparative respiration of tropical echinoids. – Comp. Biochem. Physiol., **24**: 649–652, 1 Abb.; London.

MCPHERSON, B. F. (1968): Feeding and oxygen uptake of the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (LAMARCK). – Biol. Bull., **135**: 308–321, 7 Abb., 3 Tab.; Lancaster.

MCRAE, A. (1959): *Evechinus chloroticus* (VAL.), an Endemic New Zealand Echinoid. – Transact. Royal Soc. New Zeal., **86**: 205–267, 2 Taf., 17 Abb.; Wellington.

MELVILLE, R. V. & DURHAM, J. W. (1966): Skeletal Morphology. – *In*: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on invertebrate palaeontology, Part U, Echinodermata **3**,1, 220–257, 34 Abb.; Lawrence & New York (University of Kansas Press & Geological Society of America).

MOORE, H. B., JUTARE, T., BAUER, J. C. & JONES, J. A. (1963): The biology of *Lytechinus variegatus*. – Bull. mar. Sci., **13**: 23–53, 10 Abb.; Coral Gables/Florida.

MORTENSEN, T. (1927): Contributions to the Biology of the Philippine Archipelago and adjacent regions. Report on the Echinoidea collected by the United States fisheries steamer „Albatros“ during the Philippine Expedition, 1907–1910. Part I. The Cidaridae. – Bull. Smithsonian Inst. U.S. Nat. Mus., **100**/6(4): 239–311, 33 Taf., 22 Abb.; Washington.

– (1928): A monograph of the Echinoidea, **1**, Cidaroidea. 551 S.; Kopenhagen (Reitzel).

– (1935): A monograph of the Echinoidea, **2**, Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida, and Stirodonta. 647 S.; Kopenhagen (Reitzel).

– (1940): A monograph of the Echinoidea, **3**/1, Aulodonta with additions to Vol. 2 (Lepidocentroida and Stirodonta). 370 S.; Kopenhagen (Reitzel).

NICOLLEAU, P. & VADET, A. (1995): Les oursins des Marnes à Spongiaires de l'Oxfordien du Poitou. – *In*: BRANGER, P., NICOLLEAU, P. & VADET, A. (Hrsg.): Les ammonites et les oursins de l'Oxfordien du Poitou (faciès à spongiaires de l'Oxfordien moyen et supérieur). 55–81, 6 Taf., 30 Abb., 1 Tab.; Aiffres (Musées de la ville de Niort & A.P.G.P. Poitou – Charentes – Vendée).

PHILLIPS, J. (1835): Illustrations of the Geology of Yorkshire, Part I. The Yorkshire Coast (2. Aufl.). 185 S., 14 Taf.; London.

QUENSTEDT, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1866–1867): Handbuch der Petrefaktenkunde, 2. Aufl., 982 S.; Tübingen (Laupp).

– (1872–1875): Petrefaktenkunde Deutschlands I/3 Echinodermen. VIII+720 S., 28 Taf.; Leipzig (Fuess).

RADWAŃSKA, U. (1999): Lower Kimmeridgian echinoids of Poland. – Acta geol. Polon., **49**: 287–364, 49 Taf., 13 Abb., 1 Tab.;Warszawa.

ROEMER, F. A. (1836): Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithengebirges. 218 S., 16 Taf.; Hannover (Hahn'sche Hofbuchhandlung).

RÖPER, M., LEICH, H. & ROTHGAENGER, M. (1999): Die Plattenkalke von Pfalzpaint (Landkreis Eichstätt). Faszination fossiler Quallen. 120 S., 8 Taf., 135 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1995): Eine neue Fossillagerstätte in den ostbayerischen Oberjura-Plattenkalken bei Brunn/Oberpfalz – erster Forschungsbericht. – Jber. Mitt. Freunde Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **23**: 32–46, 4 Taf., 1 Abb.; München.

– & – (1998): Die Plattenkalke von Hienheim (Landkreis Kelheim). Echinodermen-Biotope im südfränkischen Jura. 110 S., 154 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

– & – (1998): Zur Altersdatierung und Paläoökologie der Oberjura-Plattenkalke von Brunn/Oberpfalz (Oberes Kimmeridgium). – Acta Albertina Ratisbonensis, **50**/2(1997): 77–122, 6 Taf., 5 Abb.; Regensburg.

RÖPER, M., ROTHGAENGER, M. & ROTHGAENGER, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 120+6 Abb.; Eichendorf b. Regensburg (Eichendorf Verlag).

ROLL, A. (1931): Die Stratigraphie des Oberen Malm im Lauchertgebiet (Schwäbische Alb) als Unterlage für tektonische Untersuchungen. – Abh. Preuß. geol. Landesanst., N. F., **135**: 1–164, 7 Taf., 20 Abb.; Berlin.

ROSENKRANZ, D. (1971): Zur Sedimentologie und Ökologie von Echinodermen-Lagerstätten. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **138**: 221–258, 10 Abb.; Stuttgart.

SCHAIRER, G. (1971): Mikrofossilien aus Plattenkalken Süddeutschlands. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **11**: 110–123, 1 Taf., 110 Abb.; München.

SCHWEIGERT, G. (1998): Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **262**: 1–47, 10 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1-61, 13 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998b]

– (1999): Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **273**: 1–35, 9 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

SHEPERD, S. A. (1973): Competition between sea urchins and abalone. – Austral. Fisheries, **32**: 4–7, 8 Abb.; Canberra.

SMITH, A. B. (1978): A functional classification of the coronal pores of regular echinoids. – Palaeontology, **21**: 759–789, 4 Taf., 3 Abb.; London.

– (1980): The structure and arrangement of echinoid tubercles. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **289**: 1–54, 22 Taf., 109 Abb.; London. – [1980a]

– (1980): Stereom microstructure of the Echinoid test. – Spec. Pap. Palaeont., **25**: 1–81, 14 Taf., 8 Abb., 3 Tab.; London. – [1980b]

SMITH, A. B. (1980): The structure, function, and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular echinoids. – Palaeontology, **23**: 39–83, 6 Taf., 15 Abb., 1 Tab.; London. – [1980c]

– (1984): Echinoid Palaeobiology. – Spec. Topics in Palaeontology, **1**: 1–191, zahlr. Abb.; London (Allen & Unwin).

STEEN, J. B. (1965): Comparative aspects of the respiratory gas exchange of sea urchins. – Acta physiol. scand., **63**: 164–170, 4 Abb., 1 Tab.; Oslo.

ULBRICHT, R. J. & PRITCHARD, A.W. (1972): Effect of temperature on the metabolic rate of sea urchins. – Biol. Bull., **142**: 178–185, 3 Abb., 1 Tab.; Lancaster.

VADET, A. (1988): Révision des „*Cidaris*" de l'Oxfordien et du Kimméridgien européen. – Mem. Soc. Acad. Boulonnais, **4**: 1–148, 25 Taf., 42 Abb.; Boulogne-sur-Mer.

– (1991): Révision des „*Cidaris*" du Lias et du Dogger européen. – Mem. Soc. Acad. Boulonnais, **10**: 1–175, 9 Taf., 23 Abb.; Boulogne-sur-Mer.

WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. – Jenaische Denkschriften, **11**: 133–214, 1 Taf., 21 Abb.; Jena.

WESTPHAL, F. (1992): Nusplingen. Entstehung einer Fossillagerstätte im Oberjura-Plattenkalk. – Kaupia, **1**: 63–70, 9 Abb.; Darmstadt.

Anschriften der Verfasser:

Dr. J. Grawe-Baumeister, Koppenhöferweg 13, D-70563 Stuttgart.
Dr. G. Dietl, Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Fig. 1. Speiballen, bestehend aus Stacheln von *Nenoticidaris histricoides* (QUENSTEDT) (N), Interambulakralplatten und Stacheln von *Diplopodia subangularis* (GOLDFUSS) (D) und Platten des Seesterns *Sphaeraster tabulatus* (GOLDFUSS) (S). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 3, 90 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 62853 (Grabung 1993). – x1.

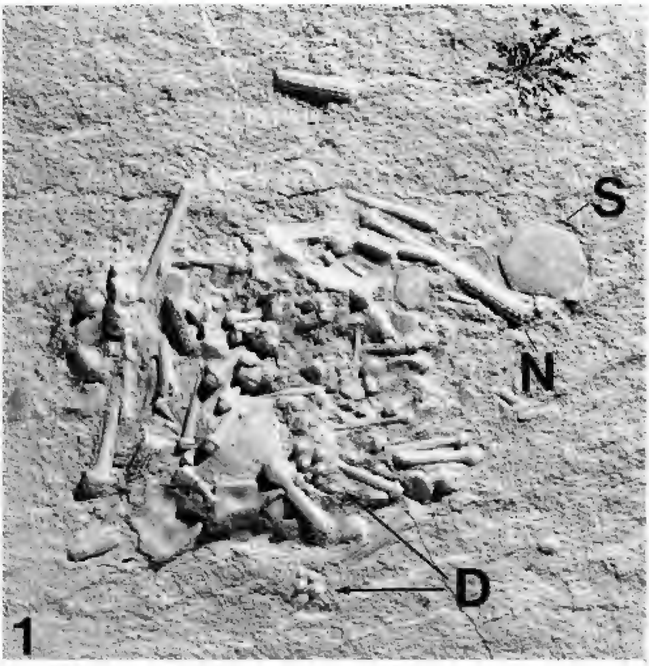
Fig. 2. *Paracidaris* cf. *florigemma* (PHILLIPS). Orig. zu QUENSTEDT 1875, Taf. 71, Fig. 54. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Schicht G (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 24231 (Coll. O. FRAAS). – x1.

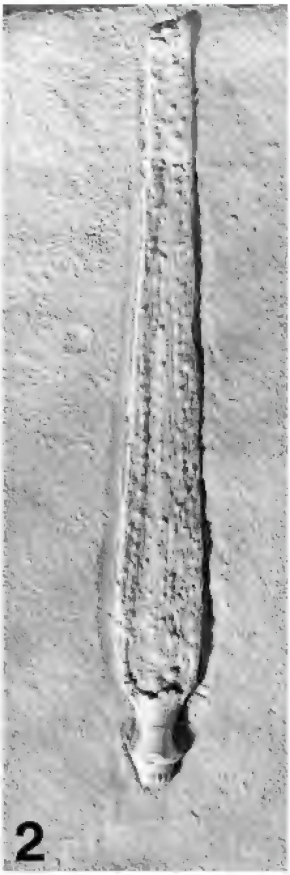
Fig. 3. *Nenoticidaris histricoides* (QUENSTEDT), vollständige Corona. Brenztal-Trümmeroolith-Formation, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; Schnaitheim; SMNS Inv.-Nr. 61896. – x1.

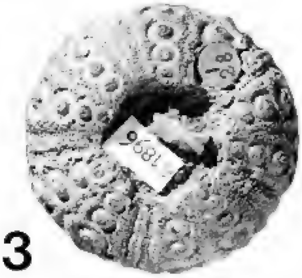
Fig. 4. *Rhabdocidaris boehmi* BANTZ, isolierter Primärstachel. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63225 (Grabung Museum 1996). – x1.

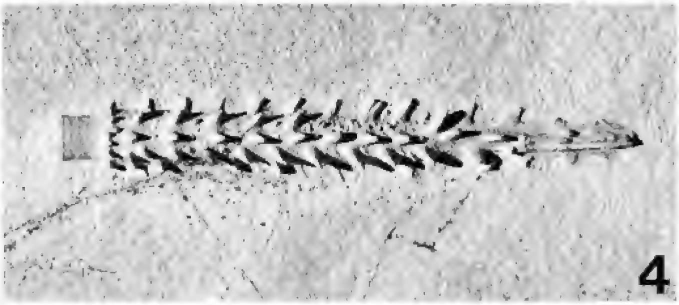
Fig. 5. *Rhabdocidaris boehmi* BANTZ, isolierter Primärstachel. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63386 (Grabung Museum 1995). – x1.

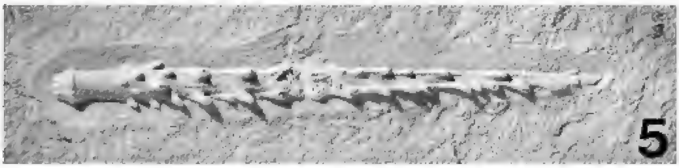
Fig. 6. *Polycidaris nusplingensis* n. sp., isolierter Primärstachel, zum selben Individuum gehörig wie Taf. 4, Fig. 1. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Oberfläche von Brekzienbank K2; SMNS Inv.-Nr. 63182 (Grabung Museum 1995). – x1.

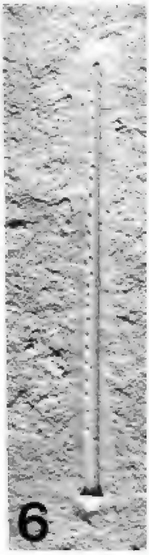

S
N
D
1


2


3


4


5


6

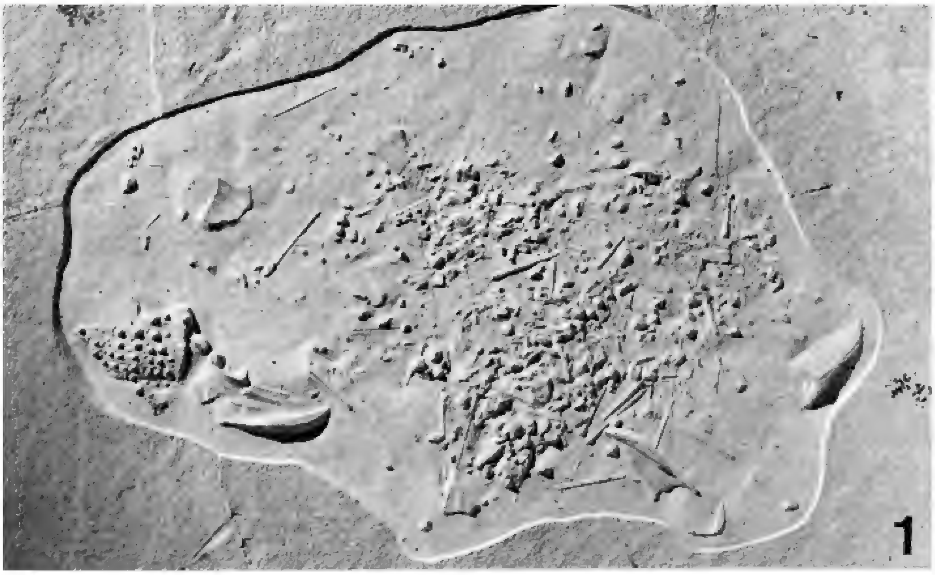
Tafel 2

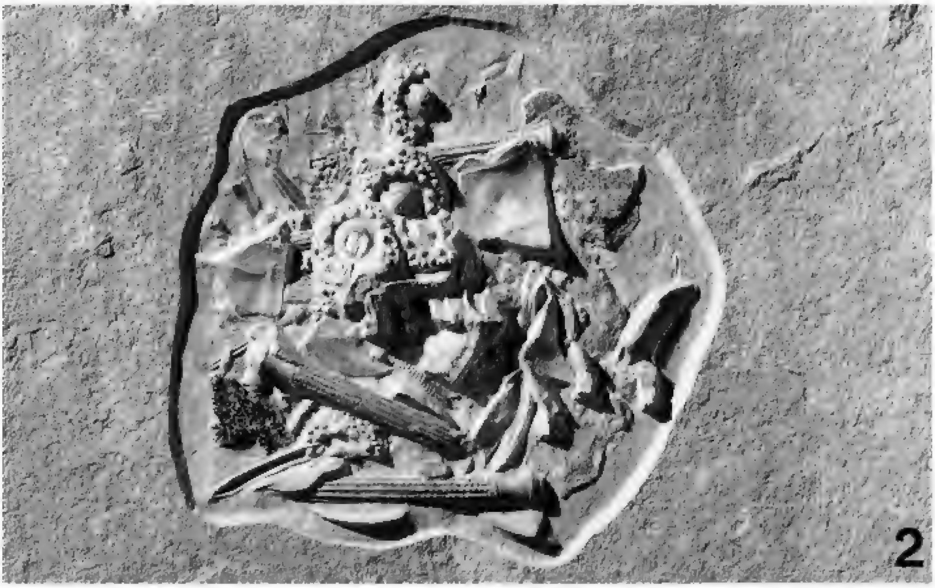
Fig. 1. *Stomechinus perlatus* (DESMAREST), zerbissene Corona mit zugehörigen Primärstacheln und Teilen des Kieferapparates. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63899 (Grabung Museum 1995). – x1.

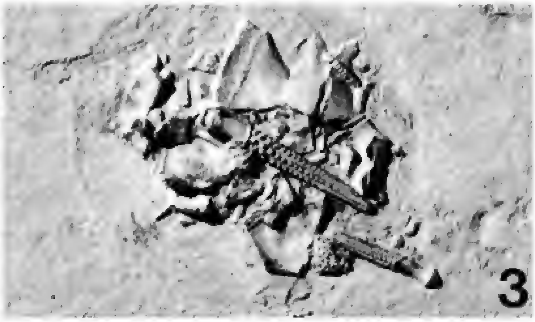
Fig. 2. *Plegiocidaris crucifera* (AGASSIZ), zerbissene Corona mit Primärstacheln und Teilen des Kieferapparates. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64210 (Grabung Museum 1999). – x1.

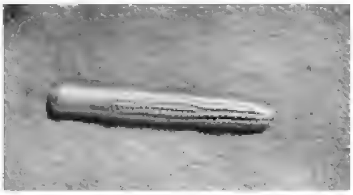
Fig. 3. *Plegiocidaris crucifera* (AGASSIZ), zerbissene Corona mit zwei Primärstacheln. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 71 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 63227/1 (Grabung Museum 1996). – x1.

Fig. 4. *Plegiocidaris crucifera* (AGASSIZ), isolierter Primärstachel. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 20–25 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 63186 (Grabung Museum 1995). – x1.


1


2


3

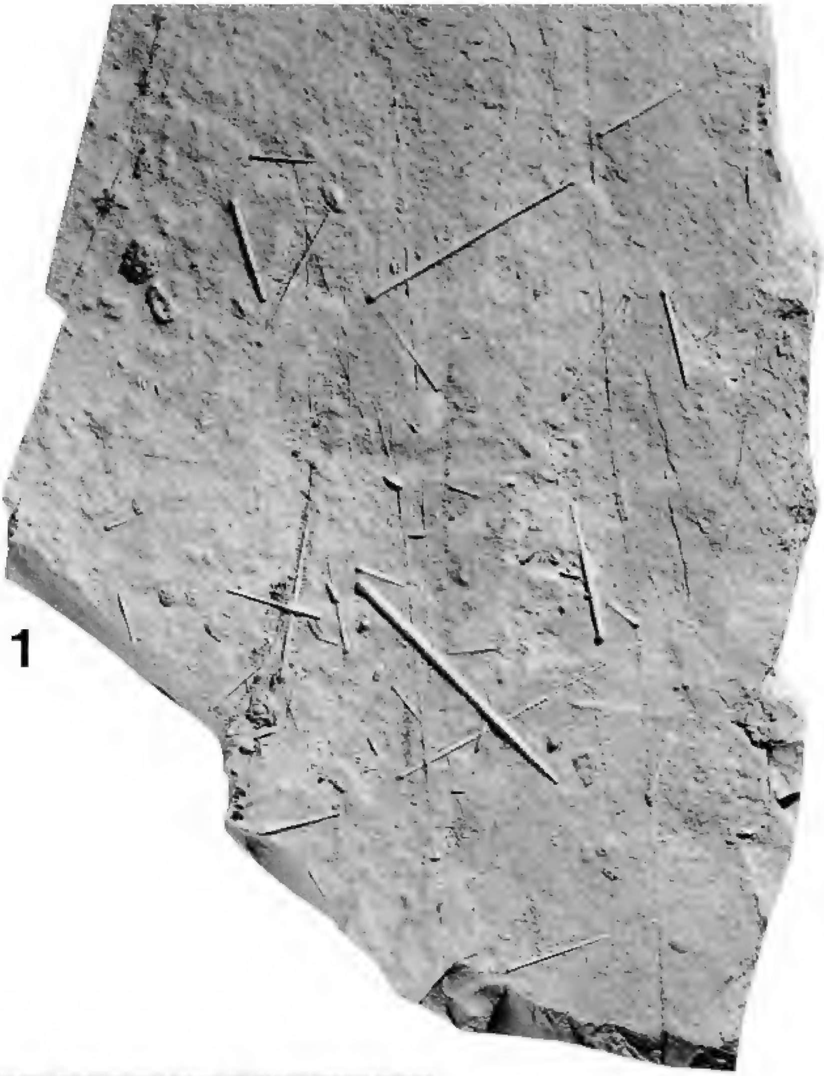

4

Tafel 3

Fig. 1. *Polycidaris nusplingensis* n. sp., Übersicht über die Platte mit dem Holotypus. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Oberfläche von Brekzienbank K2, SMNS Inv.-Nr. 64267/1 (Grabung Museum 1995).

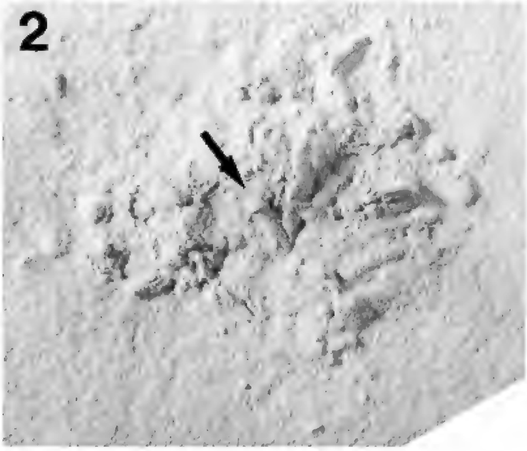
Fig. 2. *Paracidaris* cf. *florigemma* (PHILLIPS), Speiballen mit Resten der zerbissenen Corona und einem Primärstachel-Fragment (Pfeil). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 25–35 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63602 (Grabung Museum 1998). – x1.

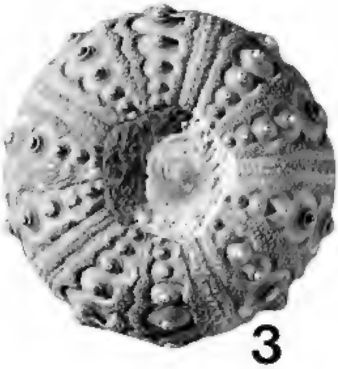
Fig. 3. *Polycidaris suevicus* (QUENSTEDT), Holotypus (Orig. zu QUENSTEDT 1857, Taf. 79, Fig. 51). Unter-Kimmeridgium, Lacunosamergel-Formation; Bopfingen (GPIT). – x1.



1

2



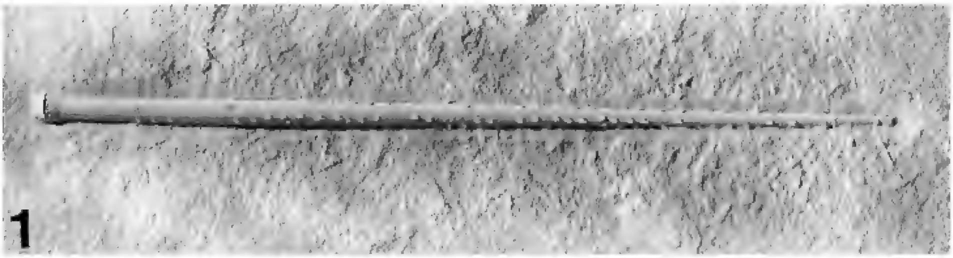


3

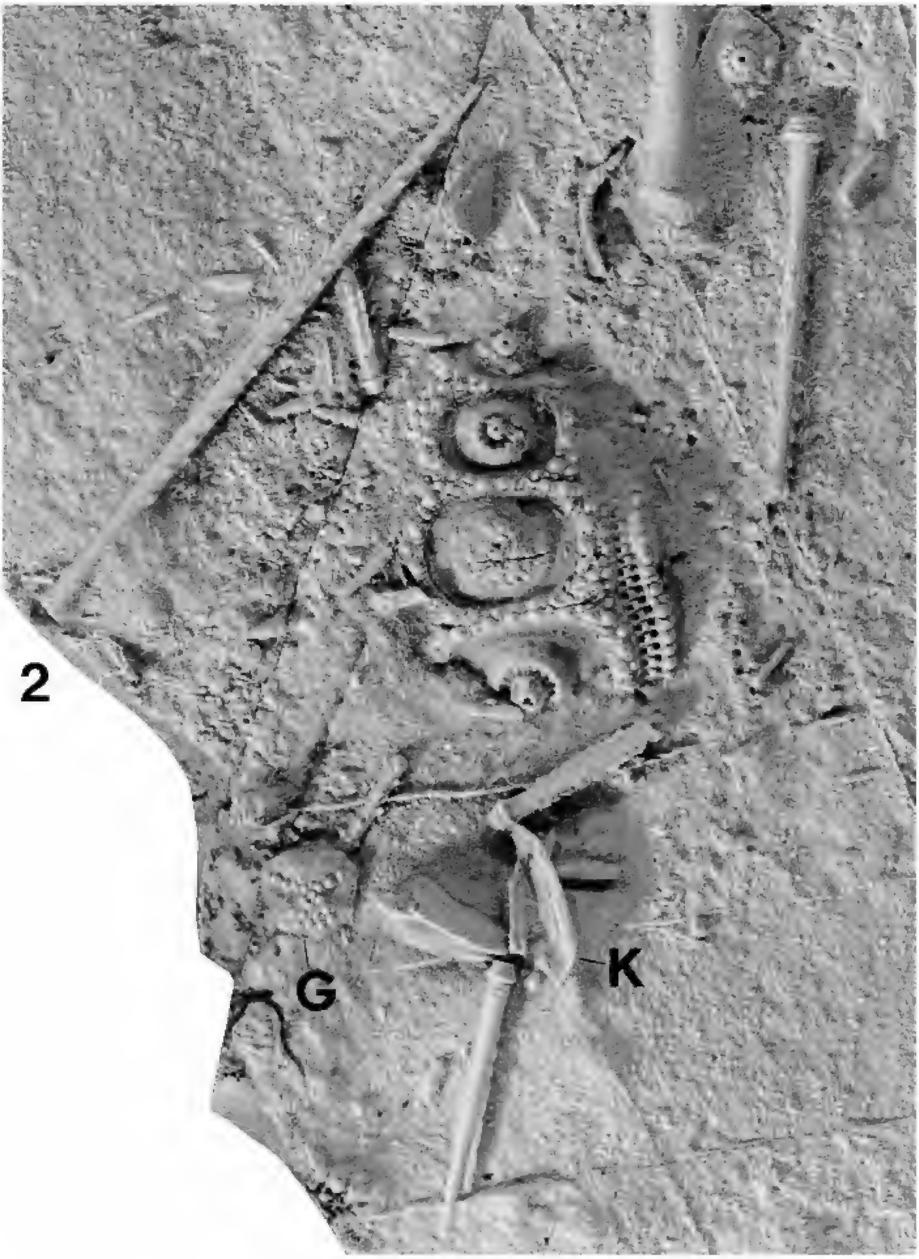
Tafel 4

Fig. 1. *Polycidaris nusplingensis* n. sp., isolierter Primärstachel, zum selben Individuum gehörig wie Taf. 1, Fig. 6. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Oberfläche von Brekzienbank K2, SMNS Inv.-Nr. 63182 (Grabung Museum 1995). – x1.

Fig. 2. *Polycidaris nusplingensis* n. sp., Detailansicht vom Holotypus im Bereich des Fragments einer Corona; G = Genitalplatte, K = Kieferelement. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Oberfläche von Brekzienbank K2, SMNS Inv.-Nr. 64267/1 (Grabung Museum 1995). – Vergrößerung ca. x3.



1



2
G
K

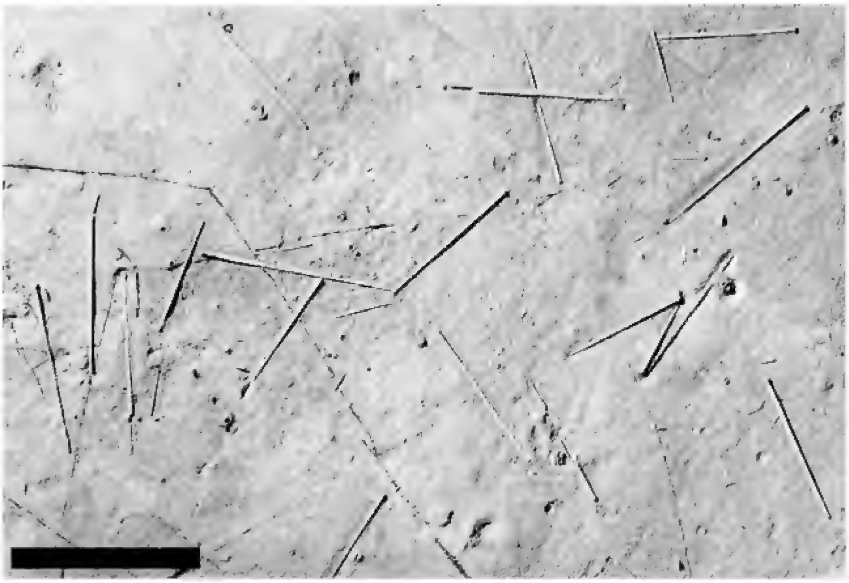
Tafel 5

Fig. 1–3. *Polycidaris nusplingensis* n. sp., Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Oberfläche von Brekzienbank K2 (Grabung Museum 1995).

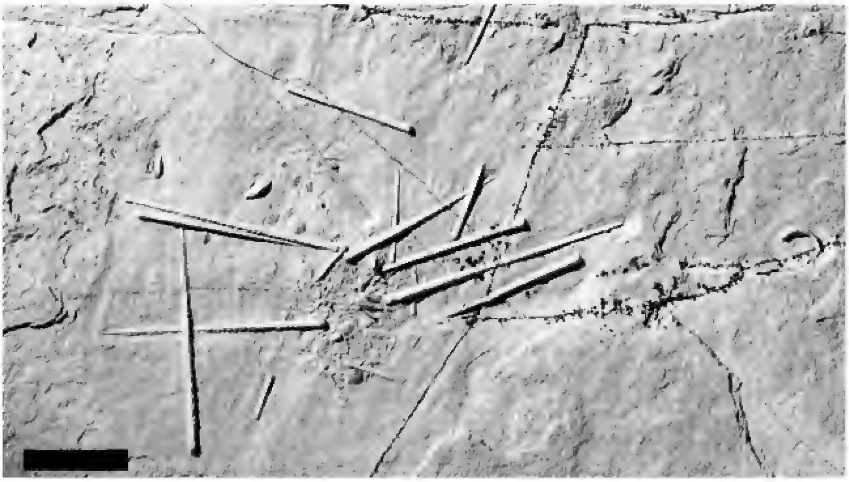
Fig. 1. Große Gesteinsplatte mit zahlreichen isolierten Stacheln und einigen Primärwarzen eines einzigen Individuums (Paratypus), SMNS Inv.-Nr. 64104. – Maßstab 10 cm.

Fig. 2. Zerfallenes kleines Exemplar, SMNS Inv.-Nr. 63184. – Maßstab 2 cm.

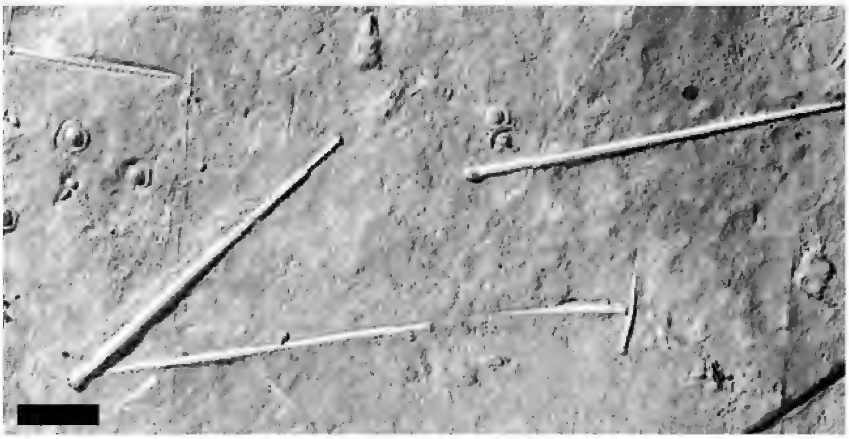
Fig. 3. Primärstacheln und einige isolierte Primärwarzen, SMNS Inv.-Nr. 64268. – Maßstab 2 cm.



1



2



3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 287	18 pp., 8 figs	Stuttgart, 3. 7. 2000

The first fossil hanging flies (Insecta: Mecoptera: Raptipedia: Cimbrophlebiidae and Bittacidae) from the limestones of Solnhofen and Nusplingen (Upper Jurassic, Germany)

By Günter Bechly and Günter Schweigert, Stuttgart

With 8 figures

Summary

A new fossil hanging fly, *Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp., is described after two complete specimens as first record of Raptipedia – Cimbrophlebiidae from the Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestones in Bavaria. A second new genus and species of fossil Raptipedia from there is briefly described but not yet named. Furthermore, an unnamed fossil Bittacidae is described after an isolated wing from the Upper Jurassic Lithographic Limestone of Nusplingen (Swabian Alb). These four specimens represent the first fossil records of hanging flies in the Upper Jurassic of Germany. The phylogeny of fossil Raptipedia is discussed and a revised phylogenetic classification is suggested.

Zusammenfassung

Ein neuer fossiler Mückenhaft, *Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp., wird nach zwei vollständigen Exemplaren als erster Nachweis der Raptipedia – Cimbrophlebiidae aus den oberjurassischen Solnhofener Plattenkalken Bayerns beschrieben. Eine zweite neue Gattung und Art fossiler Raptipedia von dort wird kurz beschrieben aber noch nicht benannt. Desweiteren wird eine unbenannte fossile Bittacidae nach einem isolierten Flügel aus dem oberjurassischen Plattenkalk von Nusplingen (Schwäbische Alb) beschrieben. Diese vier Exemplare sind die ersten Fossilnachweise der Mückenhafte im Oberen Jura von Deutschland. Die Phylogenie der fossilen Raptipedia wird diskutiert, und eine revidierte, phylogenetische Klassifikation wird vorgeschlagen.

1. Introduction

Raptipedia is today only represented by the family Bittacidae, which is a basal but highly specialized family of Mecoptera, with world-wide distribution (except for the northern Holarctic), including about 15 extant genera and 130 extant species. The adults are predators on other insects and mostly found on vegetation in sheltered places, while the larvae are ground-dwelling scavengers pupating beneath the surface. The vernacular name „hanging flies“ and the scientific name Raptipedia refer to the curious habits of adult bittacids that hang on small branches with their forelegs and catch flying insects with their raptorial hindlegs. Until recently only few fossil hanging flies had been known to science: WILLMANN (1978) listed only 4 genera with 6 species. According to WILLMANN (1978) the holotype of *Bittacus reticulatus* HEER, 1849 from the Miocene of Radoboj does not represent a Mecoptera at all, and also *Electrobittacus antiquus* (PICTET, 1854) may not be a Mecoptera and thus should better be regarded as a nomen dubium. CARPENTER (1992) synonymized *Electrobittacus* with *Bittacus* without explanation or discussion. BACHOFEN-ECHT (1949, 1996: Abb. 124–125) figured *Bittacus* sp. in Baltic amber (SPAHR 1989), and WEITSCHAT & WICHARD (1998: 188–189, Taf. 74e+f) featured *Bittacus* cf. *fossilis* from Baltic amber, too. JARZEMBOWSKI (1980) redescribed *Bittacus veternus* (COCKERELL, 1921) and described an unnamed second species of *Bittacus* from the Oligocene Bembridge Marl of England (also mentioned by CARPENTER 1992). NOVOKSCHONOV (1993) described *Bittacus biamensis* from the Oligocene of east Asia, but the attribution of the mentioned fossil species to the extant genus *Bittacus* seems to be rather questionable. PETRULEVICIUS (1998) mentioned a first fossil hanging fly from the Tertiary of Argentina. It is remarkable that no Raptipedia have yet been recorded from the very rich fossil insect fauna of the Lower Cretaceous Crato Formation in NE Brazil (BECHLY 1998a).

The only Mesozoic bittacid mentioned by WILLMANN (1978) is *Probittacus avitus* MARTYNOV, 1927 from the Upper Jurassic of Karatau (Kazakhstan), which is based on an isolated forewing. However, the recognition of „Neorthophlebiidae“ as close relatives or even members of Bittacidae within Raptipedia significantly increased the number of known Mesozoic hanging flies, mainly from the Lower Jurassic (Lower Toarcian) of Germany, England, and Central Asia. The oldest known representative of Raptipedia is *Archebittacus exilis* from the Upper Triassic of Australia (RIEK 1955). Recently, numerous new fossil Raptipedia have been described from the Jurassic and Cretaceous of Eurasia (SUKATSHEVA 1985, 1990; NOVOKSCHONOV 1993a, 1993b, 1996, 1997a, 1997b; REN DONG 1993, 1997; ANSORGE 1996). WILLMANN (1977) described *Cimbrophlebia bittaciformis* from the Upper Palaeocene/Lower Eocene Moler Formation of Denmark as a new family Cimbrophlebiidae within Raptipedia. ANSORGE (1996) mentioned the discovery of an undescribed forewing (length about 25 mm) of a new genus of Cimbrophlebiidae from the Upper Liassic of Grimmen in Germany, and *Telobittacus fragosus* ZHANG, 1993 from the Lower Cretaceous of China seems to be a further Mesozoic representative of Cimbrophlebiidae (NOVOKSCHONOV 1997b: 115; ANSORGE, pers. comm.). ANSORGE (in prep.) also attributes *Plesiobittacus* NOVOKSCHONOV 1997b (Plesiobittacinae) to Cimbrophlebiidae, since he regards the three-branched RP1 as a putative synapomorphy.

Here we describe a new fossil species of Raptipedia – Cimbrophlebiidae from the Solnhofen lithographic Limestone, an unnamed Raptipedia incertae sedis from the Solnhofen lithographic Limestone, too, and an unnamed fossil Bittacidae from the Nusplingen Limestone in South Germany. It is the first record of Raptipedia for these Upper Jurassic localities and only the second record of Mecoptera for the Solnhofen Limestone after the recent description of *Orthophlebia lithographica* by WILLMANN & NOVOKSCHONOV (1998a) (also see FRICKHINGER 1999: 64, fig. 112).

Methods

All drawings were made with a camera lucida and a binocular microscope (Figs 1, 4 and 6). The photos have been made with a 35 mm SLR camera by K. A. FRICKHINGER (Fig. 3), G. SCHWEIGERT (Fig. 7), and by G. BECHLY (Fig. 2).

2. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Mecoptera PACKARD, 1886
Raptipedia WILLMANN, 1987
Family Cimbrophlebiidae WILLMANN, 1977

Genus *Malmocimbrophlebia* n. g.

Type species: *Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp. (present designation).
Derivation of name: After the Malm age and the genus *Cimbrophlebia*.

Diagnosis. – See type species, since monotypic.

Malmocimbrophlebia buergeri n. sp.

Figs 1–3

Holotype: A complete female specimen (Figs 1–2), housed in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (SMNS no. 63858, ex coll. BÜRGER 1999).

Type locality: Eichstätt area, near Solnhofen, southern Franconian Alb, Bavaria, SW Germany.

Type horizon: Solnhofen Formation (Solnhofen Lithographic Limestone, „Malm ζ 2b"). Upper Jurassic, Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone.

Derivation of name: Named in honour of Mr PETER BÜRGER (Bad Hersfeld) who kindly donated the important holotype from his private collection to SMNS.

Further Material: One specimen (Fig. 3) without collection number is present in the private collection of Mr PETER BÜRGER (Bad Hersfeld). It agrees with the holotype in all visible characters (incl. the expanded anal area with branched AA2), but the more slender abdomen suggests that it is a male specimen, so that it could represent a putative allotype.

Diagnosis. – This new genus and species is distinguished from most other fossil and extant Mecoptera by its very large size, the presence of long raptorial legs, the widened anal area with a branched vein AA2, and the shape of the forewings that are basally stalked and distally very strongly broadened. Within Mecoptera the size of this new species is only matched by *Cimbrophlebia bittaciformis* WILLMANN, 1977, *Orthobittacus* WILLMANN, 1989, *Orthophlebia elenae* WILLMANN & NOVOKSCHONOV, 1998b, and the giant extant bittacid *Neobittacus blancheti* PICTET, 1836. This new taxon is most similar to the Tertiary *Cimbrophlebia*, but is about 100 Mio. years older.

The present species differs from the unnamed second large Raptipedia taxon (described below) from the same locality by the expanded anal area of the forewings with a multibranched vein AA2, and the strong distal broadening of the forewings. Because of its size, the presence of four wings, and the curious cranefly-like habitus, this fossil taxon can easily be distinguished from all other fossil insects from the same locality, including the few known fossil tipulomorph Diptera, viz. *Tipularia teyleri* WEYENBERGH, 1869, *Crenoptychoptera bavarica* KRZEMINSKI & ANSORGE,

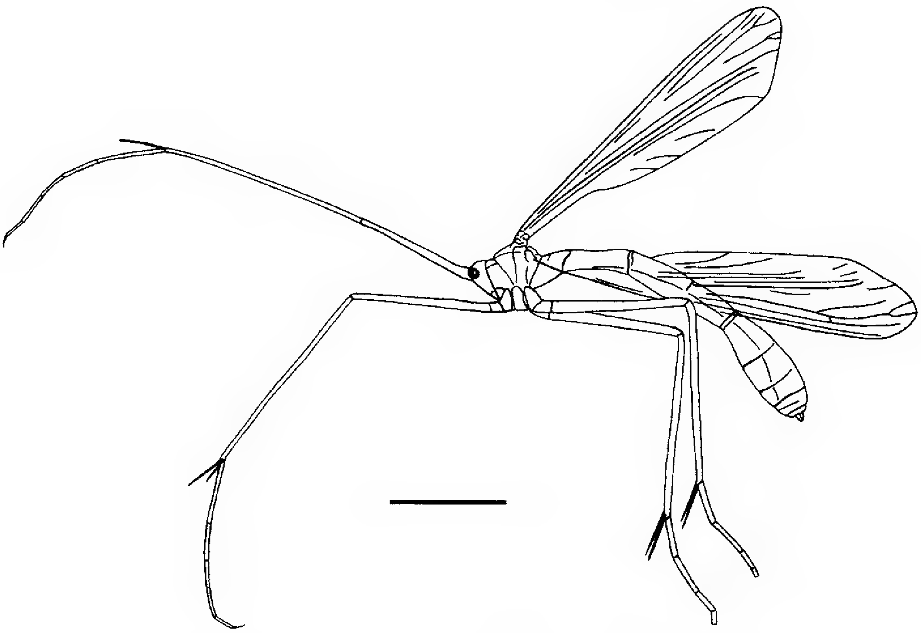


Fig. 1. *Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp., Holotype. Solnhofen Lithographic Limestones, Eichstätt area. Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone. SMNS no. 63858. Scale 10 mm.

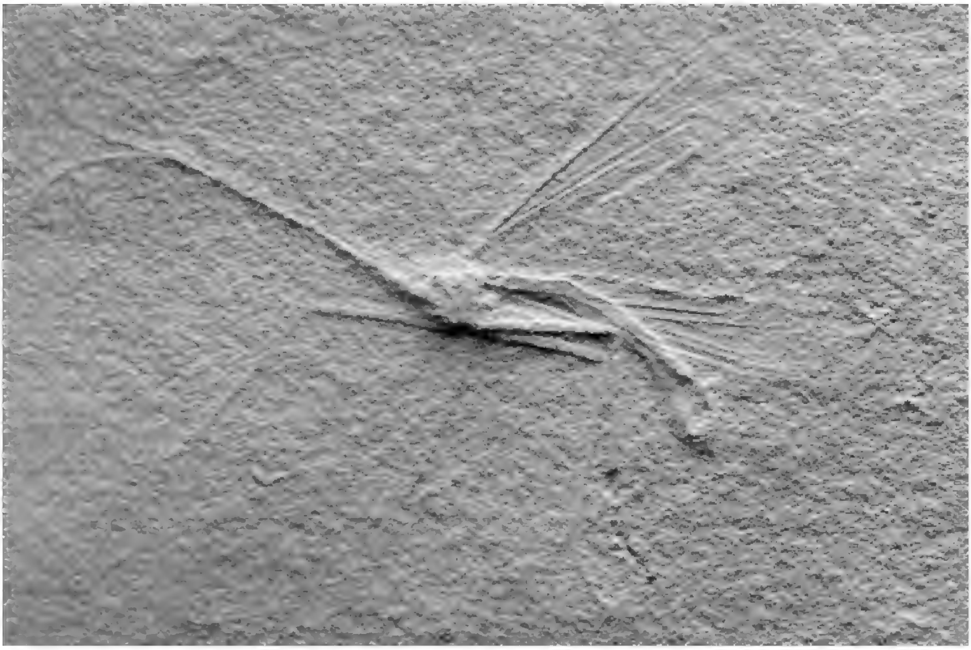


Fig. 2. *Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp., Holotype. Solnhofen Lithographic Limestones, Eichstätt area. Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone. SMNS no. 63858. Without scale (photo G. Bechly).

1995, and *Tipunia intermedia* KRZEMINSKI & ANSORGE, 1995 (also figured as „unbenannter Zweiflügler“ in FRICKHINGER, 1999, fig. 124). However, the type specimen of *Tipularia teyleri* has been regarded by HANDLIRSCH (1906) as an unidentifiable fossil insect, so that this taxon is in need of a revision, but probably represents a nomen dubium.

Description (holotype). – An imprint of a complete female specimen of Raptipedia. On the backside of the plate there are numerous small planctonic crinoids of the genus *Saccocoma*. A counterplate most probably exists, but its current deposition is unknown.

Body: The head is poorly preserved in the holotype, but the second specimen clearly shows a long beak. The thorax is dorsally widened; max. length, 4.6 mm; max. width, about 4.3 mm. The abdomen is 27.5 mm long and distally distinctly expanded (basal width, 1.6 mm; max. distal width, 3.8 mm). The anal appendages are very short (length, 0.7 mm) and spine-like. The shape of the distal part of the abdomen and the anal appendages strongly suggest that the holotype is a female specimen (compare MICKOLEIT & MICKOLEIT 1978, fig. 2). The forelegs and hindlegs are well preserved, but the mesothoracic pair of legs is completely missing except for the coxa (length, 2.1 mm). Length of procoxa, 2.0 mm; length of protrochanter, 1.0 mm; length of profemur, 11.9 mm; length of protibia, 17.7 mm (there is a pair of long spines at the distal end of the protibia; max. length, about 3.9 mm); length of protarsus, 15.7 mm. The protarsus is five-segmented with the first tarsomere being the longest (length,

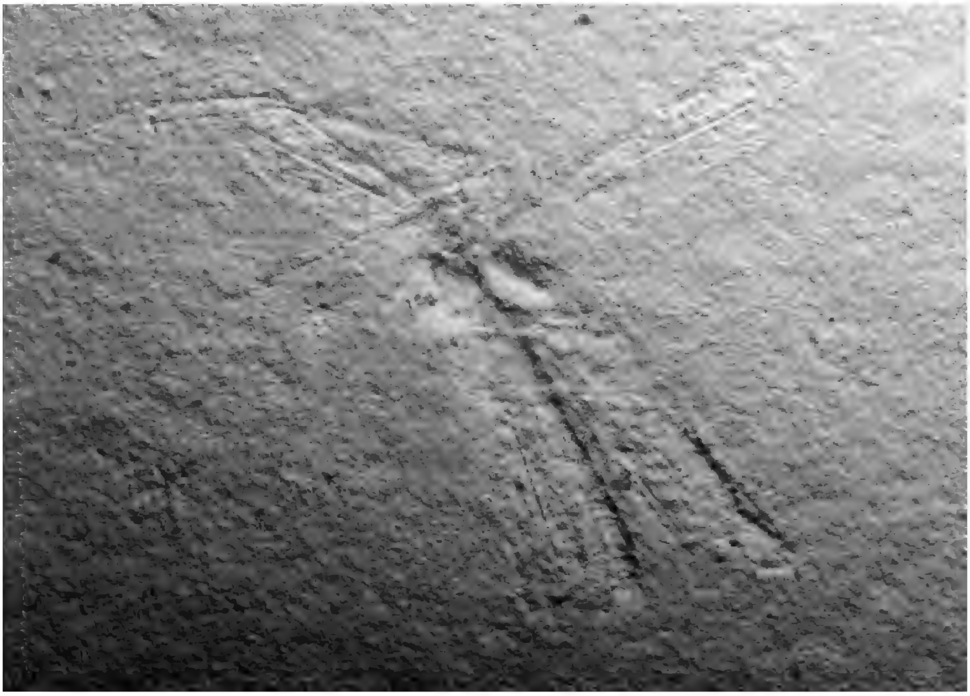


Fig. 3. *Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp., Solnhofen Lithographic Limestones, Eichstätt area. Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone. Specimen (potential allotype) in coll. BÜRGER. Without scale (photo K. A. FRICKHINGER).

5.7 mm), and there is only a single tarsal claw visible. Length of metacoxa, 1.9 mm; length of metatrochanter, 1.4 mm; length of metafemur, 11.3 mm; length of metatibia, 15.6 mm (there is a pair of very long spines at the distal end of the metatibia; length, about 4.3 mm). The tarsus is incompletely preserved (length of the preserved part, 9.9 mm) and only shows the basal three to four segments.

Wings: The (right) forewing is 28.6 mm long. The apparently larger length of the left forewing is most probably caused by a detachment from the pterothorax. The forewing is basally very narrow and distinctly stalked (length of petiole, about 6.7 mm), while it is distally strongly broadened (max. width 6.8 mm). The wing venation is incompletely preserved, but the visible parts agree with the general wing venational pattern of Raptipedia. The Subcosta ScP is very long, and running closely parallel to the first Radius RA along the costal margin. Unfortunately, the number of branches of the Radiussector (RP1 and RP2), Media (MA and MP) cannot be determined. CuA and CuP are unbranched, very long and closely parallel. The anal area is wide and the anal vein AA2 is multibranched, even though the branches of the anal vein are only weakly visible with strong side light in both specimens. The hindwings are not preserved or concealed beneath the forewings in the holotype, but at least one hindwing is visible in the second specimen.

Systematic position. – The following combination of diagnostic characters clearly identifies this new taxon as a representative of Mecoptera – Raptipedia: Four narrow subpetiolate membraneous wings; extremely long legs with very long tibial spines and a very elongated tarsus that bears only a single claw; head with beak; relatively small and conical thorax; long and slender abdomen with small anal appendages; cranefly-like general appearance. The very long Subcostal vein ScP is a symplesiomorphy with Cimbrophlebiidae and Plesiobittacinae. The very narrow parallel course of veins ScP and RA along the costal margin is most similar to Cimbrophlebiidae and Plesiobittacinae, too, but the polarity of this character is unclear. The widened anal area of the wings and the large size are further derived similarities with Cimbrophlebiidae. Finally, the apparent branching of the Anal vein AA2 that is faintly indicated in both specimens would be a unique putative synapomorphy with Cimbrophlebiidae. Also the long and closely parallel course of CuA and CuP along a medio-longitudinal axis of the wing is quite typical of Cimbrophlebiidae (ANSORGE, pers. comm.). Thus, the character pattern strongly suggests an attribution to Cimbrophlebiidae within the basal stemgroup of Bittacidae. Unfortunately, the poor preservation of the wing venation in both specimens does not yet allow a very well-founded differential diagnosis for the new genus compared to *Cimbrophlebia*, but the much older age in our view justifies a separate genus as well.

Raptipedia family indet.

Unnamed n. gen. n. sp.
Figs 4–5

Material: Specimen no. 213a is present in the private collection of the fossil trader Mr JÜRGEN SCHMITT (Frankfurt a. M.). The latter specimen was figured by FRICKHINGER (1994: 166, fig. 354) as a supposed tipulid under the incorrect name *Tipularia teyleri* WEYENBERGH, 1896, and it was mentioned by KRZEMINSKI & ANSORGE (1995) as a „tipulomorph-like fly“. The left hindwing of this specimen was erroneously interpreted as abdomen by FRICKHINGER (1994), who overlooked the faint impression of the true abdomen and the wing venation of the alleged „abdomen“, and who consequently regarded the insect as dipterous.

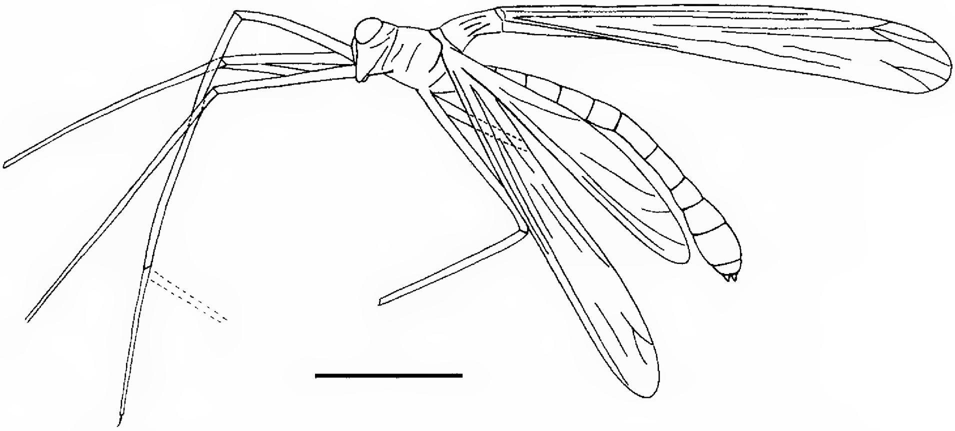


Fig. 4. Raptipedia fam. indet., n. gen. et n. sp. innom., Solnhofen Lithographic Limestones, Eichstätt area. Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone. Specimen in coll. Schmitt. Scale 10 mm.

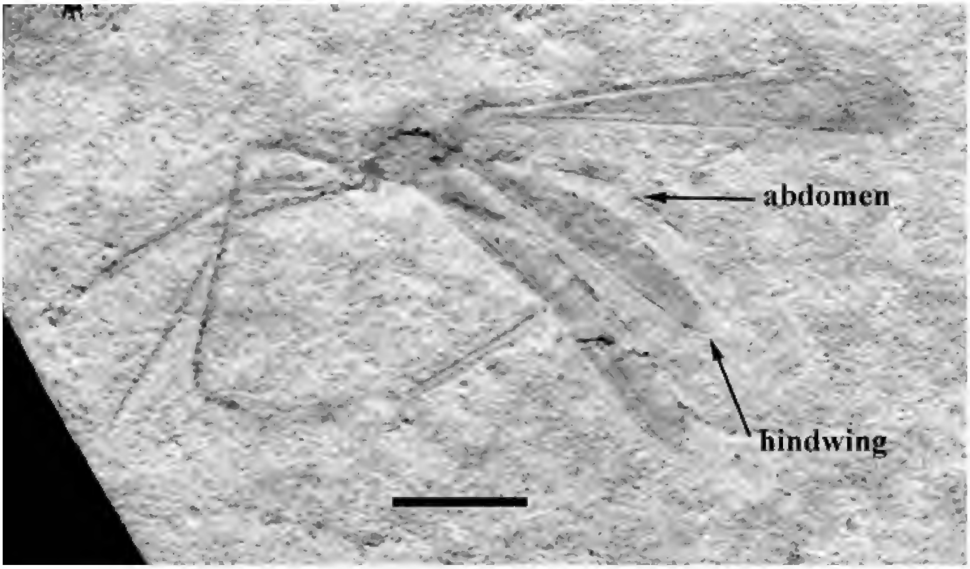


Fig. 5. Raptipedia fam. indet., n. gen. et n. sp. innom., Solnhofen Lithographic Limestones, Eichstätt area. Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone. Specimen in coll. Schmitt. Scale 10 mm (direct scan of the fossil with a flatbed scanner by G. Bechly).

Locality: Eichstätt area, near Solnhofen, southern Franconian Alb, Bavaria, SW Germany.

Horizon: Solnhofen Formation (Solnhofen Lithographic Limestone, „Malm ζ 2b“). Upper Jurassic, Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone.

Description. – A rather complete female specimen of Raptipedia (parts of the body and the wings are covered with coating).

Body: The head is poorly preserved, but faintly shows a beak and the globular compound eyes. The thorax is max. 4.6 mm long and max. 4.0 mm wide. The abdomen is about 25.5 mm long and distally somewhat widened (min. width, 1.4 mm; max. width, 2.7 mm). The anal appendages are very short (length, 0.53 mm) and spine-like. The shape of the distal part of the abdomen and the anal appendages suggest that this specimen is a female, too. All six legs are present and strongly elongated, but except for one foreleg these legs are only partly preserved. Length of protibia, 18.6 mm (the raptorial spines are not preserved); length of protarsus, 10.3 mm. The segmentation of the protarsus is not preserved but there seems to be only one tarsal claw.

Forewings: The right forewing is 31.4 mm long, while the left forewing seems to be only 27.7 mm long. This curious unequal length of the two forewings is certainly due to an artifact of preservation (e.g. a detachment of the right forewing and/or a basal twisting and folding of the left forewing). The forewing is basally narrow (width 1.8 mm) but not stalked, and it is distally smoothly broadened (max. width 4.6 mm). The wing venation is very incompletely preserved, but the visible parts agree with the general wing venational pattern of Raptipedia. The Subcosta ScP is very long, and running closely parallel to the first Radius RA along the costal margin. Unfortunately, the number of branches of the Radiussector (RP1 and RP2), Media (MA and MP) cannot be determined. CuA is basally fused with MP. The cubito-anal area is narrow and the veins CuA, CuP, and AA2 seem to be unbranched.

Hindwings: Only the left hindwing is preserved. It is 22.0 mm long and max. 3.6 mm wide. The wing is basally narrowed (min. width, 0.9 mm), the wing venation is rather poorly preserved.

Discussion. – The character pattern clearly identifies this specimen as a member of a new genus of Raptipedia, which is distinguished by its very large size, the long and narrow forewings and the shortened hindwings. Since the specimen is still in private possession and the wing venation is rather poorly preserved we here refrained from a formal description and scientific naming of this new taxon, especially since it cannot be totally excluded that *Tipularia teyleri* WEYENBERGH, 1869 indeed refers to this taxon rather than to a genuine tipulid. However, the owner plans to sell his complete Solnhofen collection, including this specimen, so that it might be formally described in case that this collection should be acquired by a public natural history museum and no better preserved specimens should be discovered. Generally, public and private collections of Solnhofen fossils should be carefully checked for further specimens that may have been potentially misidentified as tipulids, too.

Family Bittacidae HANDLIRSCH, 1906
Subfamily „Neorthophlebiinae“ HANDLIRSCH, 1920
(or Bittacinae? HANDLIRSCH, 1906)

Gen. et sp. indet.

Figs 6–7

Material: Plate and counterplate of a forewing fragment, housed in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (SMNS no. 64215). The specimen was discovered during an excavation of SMNS in July 1999 by Mr JÖRN DIETL (Stuttgart).

Locality: Nusplingen quarry, Westerberg, „Gewann Taubenloch“, SW Swabian Alb, Baden-Württemberg, Germany, see DIETL et al. 1998.

Horizon: Nusplingen Lithographic Limestone (layer „G“, 10–20 cm from above, see section in DIETL et al. 1998). Upper Jurassic (Malm ζ), Upper Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone.

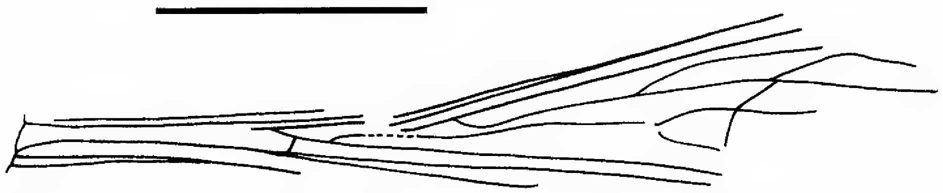


Fig. 6. Bittacidae („Neorthophlebiinae") gen. et sp. indet., Nusplingen Lithographic Limestone, Nusplingen quarry. Upper Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone. SMNS no. 64215. Scale 5 mm.

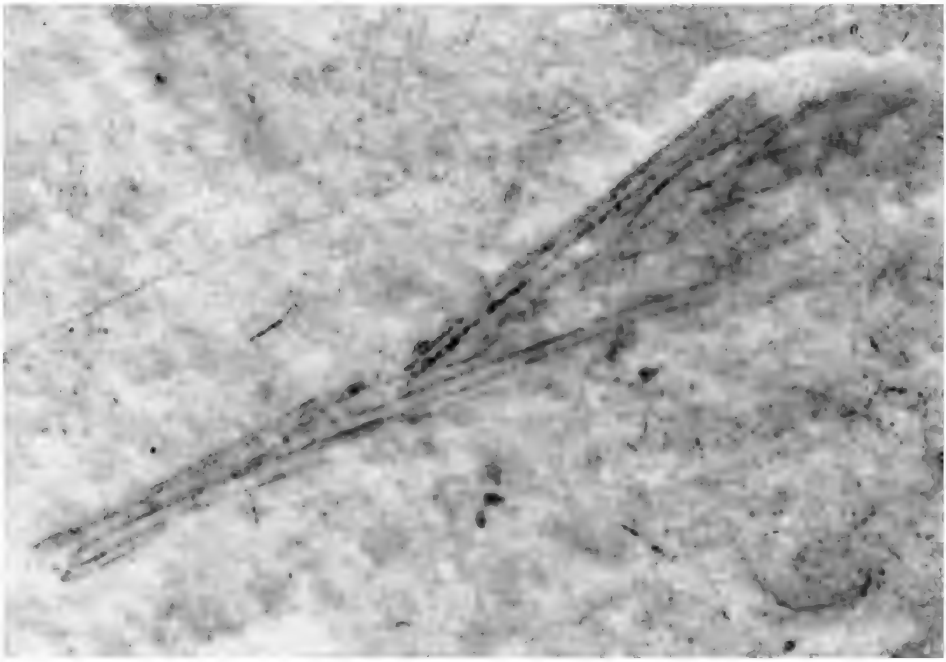


Fig. 7. Bittacidae („Neorthophlebiinae") gen et sp. indet., Nusplingen Lithographic Limestone, Nusplingen quarry. Upper Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone. SMNS no. 64215. Without scale (photo G. SCHWEIGERT).

Description. – An isolated forewing with the distal third being destroyed. When the fossil is covered with alcohol one can see with large magnification that the wing membrane is covered with numerous tiny hairs (microtrichiae) and less frequent short bristles (macrotrichiae). The wing is strongly petiolated at the base; the fragment is 17.1 mm long, which suggests a total wing length of about 22.0 mm. The bases of AA, CuP and CuA are visible; CuA is basally fused with M, and only connected to CuP by a weakly oblique veinlet near the beginning of the petiole; there is a distinct „bittacid cross" („Kreuz der Bittaciden") formed by an oblique crossvein between the base of the RP2-fork and MA, and an aligned transverse crossvein between MA and MP; RP and RA have a common stem; the apex is not preserved, so that the number of branches of R and M is unknown. The presence of a crossvein-like base of CuA shows that it is a forewing, since this veinlet is absent in the hindwings of all known fossil and extant representatives of Raptipedia.

Discussion. – The combination of a well-defined „bittacid cross“ and a weakly oblique base of CuA suggests that this specimen belongs to the „neorthophlebiine“ grade within Bittacidae. All the other preserved parts of the wing venation completely agree with such an attribution as well.

3. Remarks on the preservation of the bittacid specimens

Even though fossil excavations took place in the Nusplingen Lithographic Limestone since the middle of the 19th century, the bittacid wing is only the sixth fossil insect and the first non-dragonfly found at this locality (Dietl et al. 1997; Schweigert et al. 1997; Bechly 1998b). Three of the dragonflies (*Urogomphus nusplingensis*, *Aeschnidium densum*, and *Cymatophlebia longialata*) come from the kerogen-rich layer „D“ which provides an exceptional preservation of organic matter. Also, the layer „G“, which yielded the bittacid and two isolated wings of the dragonfly *Aeschnidium densum*, is partly bituminous and preserved the completely dark coloration of the most recently discovered wing of *Aeschnidium*.

The deposition place of the Nusplingen Lithographic Limestone is formed by an up to 80 m deep marine basin surrounded by sponge-microbial reefs, small islands, and shallow water areas. A lot of well-preserved land plants were washed in from these islands into the basin. The bittacid was not found on a sedimentary surface but within the rock. The finding layer is extremely rich in plant debris and coprolites. Hence, we assume the bittacid wing was transported in a suspension stream. The accumulated plant material and soil was most likely washed into the lagoonal basin during heavy rainfalls. Besides the xerophytic conifers, some benettitaleans and seed ferns, but also equisetaleans rarely occur. Together with the dragonflies the latter most probably indicate the presence of wet and boggy areas on some of the islands. Another circumstance might also suggest the proximity of larger islands with freshwater habitats and vegetation: Four of the five discovered dragonflies belong to the family Aeschnidiidae, which is characterized by adaptations for gliding flight and reductions of structures that are necessary for swift active flight (Bechly 1998b).

The Tithonian Solnhofen Lithographic Limestones, from which the *Malmocimbrophlebia* n. g. and unnamed Raptipedia specimens come, was deposited much closer to the Late Jurassic coast. On the other hand, like in Nusplingen, islands were present in the near surroundings, on which freshwater habitats were developed (Viohl 1998). The holotype specimen of *Malmocimbrophlebia* n. g. lies directly on the surface of a limestone bed, together with the planctonic crinoid *Saccocoma*. Both must have sunk down slowly from the water column to the seafloor. The preservation of this finding is therefore almost perfect, in contrast to the transported bittacid wing from Nusplingen.

4. Discussion

Even though extant Bittacidae have often been regarded as typical dwellers of shady and moist habitats, like gallery forests, Mickoleit & Mickoleit (1978) demonstrated that at least some species (e.g. *Bittacus italicus*) can also be found in open dry meadows. Because of this obvious ecological tolerance, the present discovery of the first fossil stemgroup representatives of Cimbrophlebiidae and Bittacidae from the lithographic limestones of Solnhofen and Nusplingen are of limited importance for the reconstruction of the referring paleoenvironment. Also, fossil Raptipedia from this age have been known before, and the occurrence of this taxon in Late Jurassic times would have to be expected from its basal phylogenetic position within the old order Mecoptera anyway. Nevertheless, the first record of Raptipedia from the two mentioned outcrops adds to our knowledge of these famous fossil localities, as well as to our knowledge of the evolutionary history and paleobiogeography of Raptipedia.

5. Phylogenetic Systematics of Raptipedia

„Neorthophlebiidae" has been regarded as paraphyletic stemgroup of Bittacidae by WILLMANN (1987, 1989), ANSORGE (1993), and NOVOKSCHONOV (1993b). ANSORGE (1996) restricted Neorthophlebiinae to four genera (*Neorthophlebia*, *Protobittacus*, *Probittacus*, and *Scharabittacus*) and claimed that his Neorthophlebiinae has to be regarded as sistergroup of Bittacinae within Bittacidae. However, this statement is in conflict with phylogenetic systematic reasoning, since he did not demonstrate the monophyly of his (restricted) Neorthophlebiinae by any autapomorphies. Even the cited support for the monophyly of Bittacinae seems to be somewhat doubtful, since it only relies on two weak characters: Media four-branched in forewings (weak because only a reduction); base of CuA transverse (weak because homoplastic, since the base of CuA is distinctly oblique in fossil representatives of *Orobittacus*, that are included by ANSORGE in Bittacinae). Furthermore, the cladogram of fossil Raptipedia by ANSORGE (1996) differs considerably from the cladogram by NOVOKSCHONOV (1993b), which suggests that their phylogenetic relationships may still be far from settled (this is also suggested by our cladistic analysis). Out of these reasons, and since „Neorthophlebiidae" shares with extant bittacids the main apomorphies in the wing venation and body groundplan, e.g. even including the raptorial forelegs according to TILLYARD (1933) and SUKATSHEVA (1985), we preliminarily concur with the synonymization of „Neorthophlebiidae" HANDLIRSCH, 1920 (nec 1925) with Bittacidae by NOVOKSCHONOV (1993b).

According to WILLMANN (1977), Cimbrophlebiidae from the Eocene Fur Formation (Moler or Mo-clay) of Denmark might be closer related to Bittacidae than most „Neorthophlebiidae", but could also be derived from a subgroup of „Neorthophlebiidae" (ANSORGE 1993). CARPENTER (1992) regarded *Cimbrophlebia* as apparently related to Bittacidae, but too poorly known to permit assignment to a family. ANSORGE (1996) proposed an unresolved polytomy of *Archebittacus*, *Parabittacus*, *Cimbrophlebia*, *Orthobittacus*, and Bittacidae (incl. Neorthophlebiinae sensu ANSORGE). Currently, ANSORGE (pers. comm.) supposes that Plesiobittacinae could be a synonym of Cimbrophlebiidae, which is neither supported nor ruled out by our phylogenetic analysis (see below).

The genus *Permotipula* TILLYARD, 1929 has previously been classified in a separate family Permotipulidae TILLYARD, 1929, and the genus *Robinjohnia* MARTYNOVA, 1948 has originally been classified in the separate family Robinjohniidae MARTYNOVA, 1948 as well, but the latter is now mostly regarded as a close relative or even synonym of Nannochoristidae (WILLMANN 1978, 1987). The similarity of both mentioned genera is documented by their confusion by several authors that is enumerated in WILLMANN (1978). CARPENTER (1992) regarded the position of both genera as doubtful. However, both genera differ considerably from the wing venation of the extant genus *Nannochorista*, while they do share several putative wing venational synapomorphies with Raptipedia (e.g. wings basally subpetiolate or petiolate, and RP2 with asymmetrical dichotomic branching). The two genera also share a few derived characters (see data matrix), including a strongly shortened ScP. We therefore tentatively attribute *Robinjohnia* to Permotipulidae and regard this family as sistergroup of Raptipedia. The genus *Bittacopanorpa* ZALESSKY, 1935 is only known by the wingbase, which is very similar to the two mentioned genera, and also shares the shortened ScP. A further similarity, and strong difference to other Raptipedia, is the proximity of the branchings of RA/RP and M/CuA. We therefore preliminarily transfer this genus from Neorthophlebiidae to the family Permotipulidae sensu nov.

Even though we endorse consequent phylogenetic systematic methods (sensu HENNIG) rather than mainstream computer cladism, we performed a cladistic analysis of a data matrix of 34 taxa and 20 characters with Hennig86 and TreeGardener2.2 to document the highly homoplastic character distribution that still prohibits a well-founded phylogenetic reconstruction of Mesozoic hanging flies. An all-zero hypothetical ancestor was chosen as outgroup, since the characters have been a priorily polarized by an outgroup comparison with numerous other fossil and extant Mecoptera, and the plesiomorphic state was generally coded as „0“, while the apomorphic states were coded as „1-x“, and an unknown or inapplicable state was coded as „?“. Furthermore, the fossil Mecoptera genus *Orthophlebia* was included as additional outgroup taxon. Multistate characters have been ordered and treated as additive, except for character 17 (unordered and non-additive). We used the heuristic search options „mhennig*;bb*“ which found 2649 trees with a minimum length of 88 steps (CI = 0.34, RI = 0.66). Also an additional heuristic search with PAUP did not yield shorter trees. The referring strict consensus tree (computed with Hennig86 command „nelsen“) is shown in Fig. 8. The rather low CI demonstrates a high degree of homoplasy in the characters, which is also indicated by the prevailing polytomies. The low number of characters (compared to the number of taxa) and the numerous missing entries also contributed to this poor resolution. Anyway, in many of the most parsimonious trees (not necessarily in the consensus tree!) there is considerable agreement with some phylogenetic conclusions of our „manual“ analysis that is based on an a priori weighting of the characters according to their complexity and congruence: *Robinjohnia* and *Permotipula* are putative sistergroups; Permotipulidae (incl. *Robinjohnia* and maybe *Bittacopanorpa*) constitutes a monophylum with Raptipedia (see above); „Plesiobittacinae“ and Cimbrophlebiidae are very basal groups within Raptipedia, which is documented by their unique symplesiomorphy of a retained three-branched RP1; *C. buergeri* n. sp. belongs to Cimbrophlebiidae (*Cimbrophlebia* and *Telobittacus*); there are no synapomorphies for the two species of *Plesiobittacus*, which implies the potential paraphyly of *Plesiobittacus* and Plesiobittacinae; *Karataccus*, *Archebittacus*, *Parabittacus*, and *Orthobittacus* have to be regarded as basal genera within Raptipedia, too; „Neorthophlebiinae“ sensu ANSORGE (1996) is likely paraphyletic, but Bittacinae sensu ANSORGE (1996) is weakly supported as monophylum, except for the placement of *Mesobittacus* and the Mesozoic „*Orobittacus*“ species (the single-branched RP1 could more likely represent a convergence to extant *Orobittacus*). Based on our „manual“ analysis (not the computer

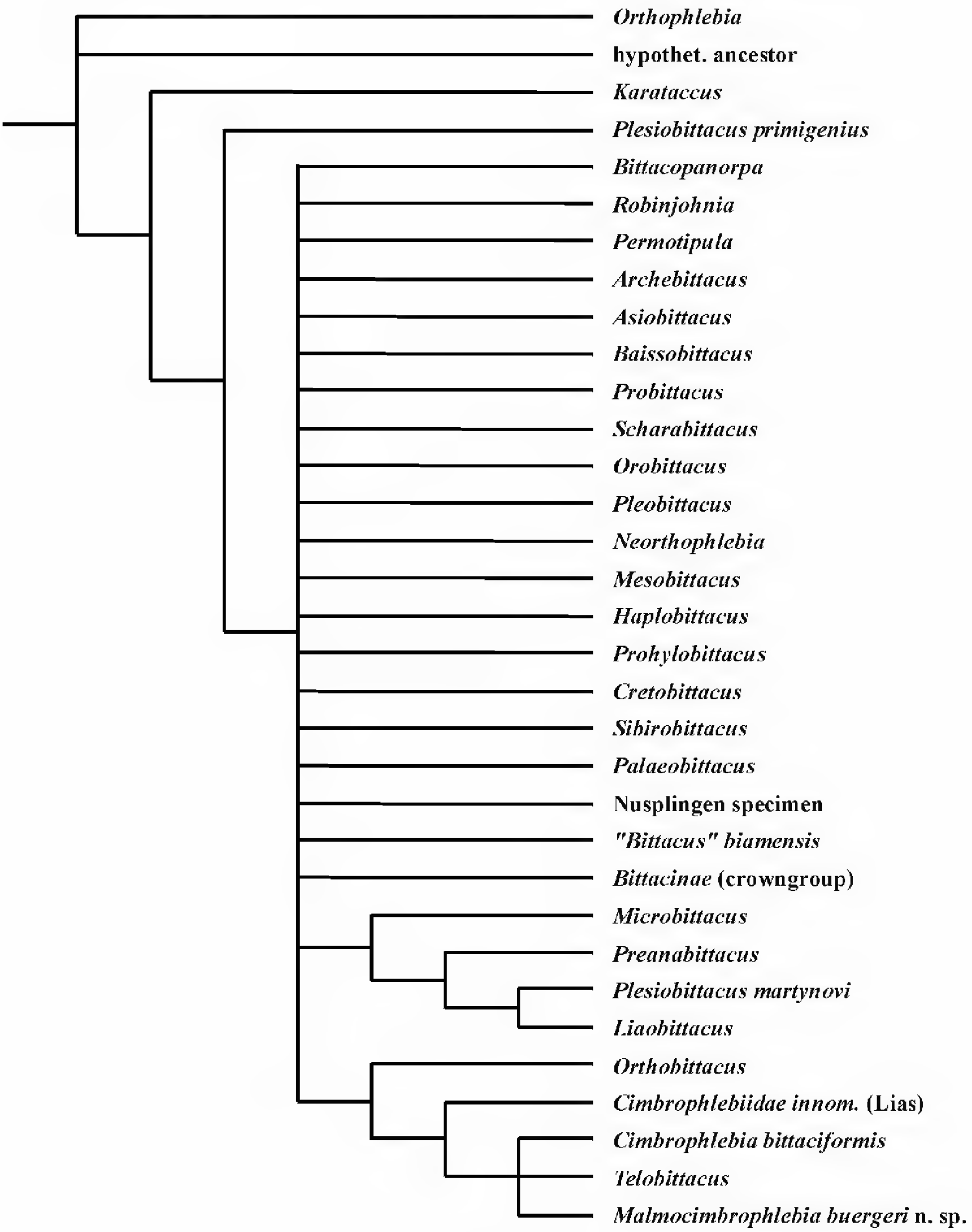

Orthophlebia
hypothet. ancestor
Karataccus
Plesiobittacus primigenius
Bittacopanorpa
Robinjohnia
Permotipula
Archebittacus
Asiobittacus
Baissobittacus
Probittacus
Scharabittacus
Orobittacus
Pleobittacus
Neorthophlebia
Mesobittacus
Haplobittacus
Prohylobittacus
Cretobittacus
Sibirobittacus
Palaeobittacus
Nusplingen specimen
"Bittacus" biamensis
Bittacinae (crowngroup)
Microbittacus
Preanabittacus
Plesiobittacus martynovi
Liaobittacus
Orthobittacus
Cimbrophlebiidae innom. (Lias)
Cimbrophlebia bittaciformis
Telobittacus
Malmocimbrophlebia buergeri n. sp.

Fig. 8. Strict consensus tree of 2649 most parsimonious trees (20 characters, 88 steps, CI = 0.34, RI = 0.66) calculated with Hennig86 (mhennig*;bb*) and TreeGardener 2.2.

analysis!) we therefore propose the following phylogenetic reclassification of raptiped Mecoptera, which is still rather „conservative“ and preliminary, because of the low phylogenetic significance of many characters:

- Raptipediomorpha taxon nov.
  - Permotipulidae sensu nov.
    - *Bittacopanorpa* incertae sedis
    - *Permotipula*
    - *Robinjohnia* pos. nov.
  - Raptipedia
    - *Karataccus* incertae sedis
    - *Archebittacus* incertae sedis
    - „Plesiobittacidae“ stat. nov. sedis mutabilis
    - Cimbrophlebiidae sedis mutabilis
      - Unnamed genus (Liassic Cimbrophlebiidae) sedis mutabilis
      - *Telobittacus* sedis mutabilis
      - *Malmocimbrophlebia* n. g. sedis mutabilis
      - *Cimbrophlebia* sedis mutabilis
    - Bittacidae sedis mutabilis
      - *Orthobittacus* sedis mutabilis
      - *Parabittacus* sedis mutabilis
      - Taxon innom. sedis mutabilis
        - *Protobittacus* sedis mutabilis
        - *Baissobittacus* sedis mutabilis
        - *Asiobittacus* sedis mutabilis
        - *Neorthophlebia* sedis mutabilis
        - *Pleobittacus* sedis mutabilis
        - *Mesobittacus* sedis mutabilis
        - *Scharabittacus* sedis mutabilis
        - *Probittacus* sedis mutabilis
        - „*Orobittacus*“ (Mesozoic species) sedis mutabilis
        - *Sibirobittacus* sedis mutabilis
        - Taxon innom. sedis mutabilis
          - *Haplobittacus*
          - *Prohylobittacus*
        - *Praeanabittacus* sedis mutabilis
        - *Microbittacus* sedis mutabilis
        - Bittacinae sensu nov. (incl. extant *Orobittacus*) sedis mutabilis
          - *Liaobittacus* sedis mutabilis
          - *Palaeobittacus* sedis mutabilis
          - *Cretobittacus* sedis mutabilis
          - „*Bittacus*“ *biamensis* sedis mutabilis
          - Bittacini (extant genera) stat. nov. sedis mutabilis

List of polarized characters

The coding of *Telobittacus* and the undescribed Liassic Cimbrophlebiidae is based on unpublished drawings of Ansorge (pers. comm.).

1. Raptorial legs with elongated tarsi and a single tarsal claw: no = 0; yes = 1.
2. Wings slender and basally narrowed (subpetiolate): no = 0; yes = 1.
3. Wing length distinctly larger than 25 mm: no = 0; yes = 1.
4. Length of ScP in the forewing (ordered multistate): very long (reaching or surpassing MA-fork) = 0; distinctly longer than half wing length (but not reaching MA-fork) = 1; about half wing length = 2; distinctly shorter than half wing length = 3.
5. RA makes a kink at the basal end of the stigma: yes = 0; no = 1.
6. The stigmal part of RA (beneath the stigma) is extremely curved or kinked: no = 0; yes = 1.
7. Number of crossveins beneath the stigmal part of RA (ordered multistate): none = 0; one = 1; two = 2.
8. Number of terminal branches of RP1 (ordered multistate): three or more (long branches) = 0; two long branches = 1; two very short branches = 2; only one branch = 3.
9. Branching of RP2: symmetrical = 0; asymmetrical = 1.

10. Length of branching of RP2 compared to branching of MA: RP2 fork as long or longer as MA fork = 0; RP2 fork shorter than MP2 fork = 1.
11. Number of branches of MA: two = 0; multiple = 1.
12. Number of branches of MP: three (or more) branches = 0; two branches = 1.
13. Connection between CuA and CuP retained in hindwing: yes = 0; no = 1.
14. Base of CuA (ordered multistate): strongly oblique = 0; weakly oblique = 1; transverse = 2. The state is unknown in *Cretobittacus*, *Karataccus*, and *Microbittacus*, which are only known by the hindwing, and for *Sibirobittacus* of which the wingbase is unknown. Since the CuA is originally branching from CuP (compare the state in *Orthophlebia*), an oblique base probably represents the plesiomorphic state.
15. Distinct oblique veinlet between A1 and A2: absent = 0; present = 1. The derived state is only known from *Orthobittacus abshiricus* and the Liassic Cimbrophlebiidae, while it is absent or unknown in other Raptipedia; the character is not preserved in the other species of the two mentioned genera.
16. Second Anal vein AA2: short and unbranched = 0; long and multibranched = 1.
17. Crossvein that forms the anterior part of „bittacid cross“ between RP2b and MA (unordered multistate): transverse = 0; distinctly oblique = 1; with reversed obliquity = 2; totally absent = 3.
18. Crossvein that forms the posterior part of „bittacid cross“ between MA and MP: present = 0; absent = 1.
19. Both crossveins that form the „bittacid cross“ (ordered multistate): present and non-aligned = 0; present and weakly aligned = 1; present and aligned = 2; one or both crossveins are totally absent = ? (inapplicable). This character is homoplastic and thus not very strong, since a non-aligned ‚bittacid cross“ also occurs as reversal (?) in a few extant Bittacidae (e.g. *Bittacus latipennis*).
20. Longitudinal veins at crossvein junctions (ordered multistate): straight = 0; at least weakly kinked = 1; strongly kinked = 2.

Datamatrix of fossil and extant genera of Raptipedia

Taxa / Characters	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
hypothetical ancestor (outgroup)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
„*Orthophlebia*“ (outgroup)	0	0	0/1	0–1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0	3	1	?	0
Robinjohnia	?	1	0	2–3	1	0	0/1	2	1	0	0	1	0	2	?	0	3	1	?	0
Permotipula	0?	1	0	2	1	0	0/1	3	1	1	0	1	?	0	?	0	3	1	?	0
Bittacopanorpa	?	1	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0?	?	?	?	?	?	?
Plesiobittacus martynovi	?	?	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	?	?	?	?	0	0	0	2
Plesiobittacus primigenius	?	1	0	0	0	0	?	0	1	0	?	?	?	0	?	?	1	?	?	0?
Cimbrophlebia bittaciformis	1	1	1	0	0	0	0	0/1	1	1	0	1	?	?	?	1	1?	0	1?	0
Cimbrophlebiidae n. g. (Lias)	?	1	0–1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	2	1	1	1	0	2	1
***Malmocimbrophlebia buergeri* n. g. n. sp.**	1	1	1	0?	?	?	?	0/1	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	0?
Telobittacus	?	1	?	0	0	0	0	0	1	1	0	1	?	?	?	1	1	1?	?	0
Karataccus	?	1	0	0	?	?	?	?	1	0	0	0	?	?	0	0	0?	?	?	0
Archebittacus	?	1	0	0–1	?	?	?	?	1	0	0	0	?	0	0?	0	3?	1?	?	0
***Parabittacus* (= *Polydicrobittacus*)**	?	1	0	0–1	0	0–1	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	3	1	?	0
Orthobittacus	?	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1	0	3	1	?	1
Protobittacus liassicus	?	1	0	0–1	0	0	1	1	?	0	0	0	?	0	0	0	1	1?	?	1
Pleobittacus	?	1	0	2	1?	0	1?	1	1	0	0	0?	?	?	0?	0	1	0?	1?	0?
Asiobittacus	?	1	0	3	0	0	1	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0–1	1
***Mesobittacus* (= *Auxobittacus*)**	1	1	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1
***Neorthophlebia* (= *Metaxybittacus*)**	1	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1
Probittacus	?	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	1	0	0	1	0	2	2
Scharabittacus	?	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	?	2
***Orobittacus* (fossil)**	?	1	0	2	1	0	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1/0	2
Baissobittacus	?	1	0	1	0	0	1	1	1?	0	0	1	1	?	0	0	1	0	2	0
Nusplingen specimen	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	1	0	2	?
***Microbittacus* stat. rest.**	?	1	0	?	0	0	1?	1	0?	0	0	1	1	?	0	0	1	0	1	1–2
Haplobittacus	?	1	0	3	1?	0?	1?	1	1	0	0?	0?	?	?	?	0	2	0	1?	0
Probylobittacus	?	1	0	3	0	1	1	1	1	0	0	1	?	2	0	0	2	0	2	0–1
Preanabittacus	?	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	?	1	0	0	0	0	0	2
Sibirobittacus	?	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?	1	0	2	1–2
Liaobittacus	1	1	0	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Cretobittacus	?	1	0	1	0	1	2?	1	1	0	0	1	1	?	0?	0	1	0	2	2
Palaeobittacus	?	1	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0?	?	2	0	0	1	0	2	1
„*Bittacus*“ *biamensis*	?	1	0	?	0	1	2	1	1	0	0	1	1	?	1?	0	1	0	2	2
crowngroup Bittacinae	1	1	0/1	1/2	0	1	2/1	1–3	1	0	0	1	1	2/1	0	0	1	0	2/0	1/2

6. Acknowledgements

We are most grateful to Mr K. A. Frickhinger (Emmering) who brought the specimens to our attention and who provided photos of the two specimens in coll. Bürger and the specimen in coll. Schmitt. We are very indebted to Mr P. Bürger (Bad Hersfeld) for his kind invitation to study the fossil insects in his private collection and for the generous donation of the holotype specimen to SMNS, and to Mr J. Schmitt (Frankfurt a.M.) for the loan of a specimen from his private collection. We are very grateful to Prof. Dr R. Willmann (Univ. Göttingen) and Dr J. Ansorge (Greifswald) for reprints, photocopies, personal communications on unpublished results, most interesting discussions, and very helpful comments on an earlier draft of this manuscript. Finally, we thank Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

7. References

Ansorge, J. (1993): *Parabittacus analis* Handlirsch 1939 und *Parabittacus lingula* (Bode 1953), Neorthophlebiiden (Insecta: Mecoptera) aus dem Oberen Lias von Deutschland. – Paläont. Z., **67**: 293–298, 8 figs; Stuttgart.

– (1996): Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). – N. Paläont. Abh., **2**: 1–132, 17 pls; Dresden.

Bachofen-Echt, A. v. (1949): Der Bernstein und seine Einschlüsse. 204 pp.; Wien (Springer). – [Reprint 1996; Straubenhardt (J. Wunderlich Verlag)]

Bechly, G. (1998): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **264**: 1–66, 39 figs; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): A revision of the fossil dragonfly genus *Urogomphus*, with description of a new species (Insecta: Odonata: Pananisoptera: Aeschnidiidae). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **270**: 1–47, 34 figs; Stuttgart. – [1998b]

Carpenter, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: Moore, R. C. & Kaesler, R. L. (eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology, R, Arthropoda 4, **3/4**: xxii+655 pp.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).

Dietl, G., Dietl, O., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Ilg, A. &. Hugger, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 pls, 4 figs; Stuttgart.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 pls, 14 figs; Stuttgart.

Frickhinger, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 pp., 600 figs; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen 2. 190 pp., 288+21 figs; Korb (Goldschneck).

Handlirsch, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. ix+1430 pp., 51 pls; Leipzig (Engelmann).

– (1920): Palaeontologie. – *In*: Schröder, C. (ed.): Handbuch der Entomologie, **3**: 117–306; Jena (Fischer). – [According to Carpenter (1992: 558) the year of publication is 1920, not 1925!]

Jarzembowski, E. A. (1980): Fossil insects from the Bembridge Marls, Palaeogene of the Isle of Wight, southern England. – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.), **33**: 237–293, 77 figs; London.

Krzeminski, W. & Ansorge, J. (1995): New Upper Jurassic Diptera (Limoniidae, Eoptychopteridae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **221**: 1–7, 10 figs; Stuttgart.

Martynov, A. V. (1927): Jurassic fossil Mecoptera and Paratrichoptera from Turkestan and Ust-Balei (Siberia). – Bull. Acad. Sci. URSS (sér. 6), **21**: 651–666; Leningrad.

Mickoleit, G. & Mickoleit, E. (1978): Zum Kopulationsverhalten des Mückenhaftes *Bittacus italicus* (Mecoptera: Bittacidae). – Entomol. Gen., **5**: 1–15; Stuttgart.

Novokschonov, V. G. (1993): Die interessante Bittacidenreste (Mecoptera Insecta) aus dem Jura von Eurasien. – Russian entomol. J., **2**/1–2: 57–62; Moscow. – [In German] – [1993a]

– (1993): Mückenhafte (Mecoptera Bittacidae) aus dem Jura, Kreide und Paläogen von Eurasien und ihre phylogenetischen Beziehungen. – Russian entomol. J., **2**/3–4: 75–86; Moscow. – [In German] – [1993b]

– (1996): *Orthobittacus polymitus* sp. n. und *Asiathauma sajsagulis* gen. et sp. n., zwei fossile Mecoptera-Arten aus dem Jura von Kasachstan und Kirgisien. – Russian entomol. J., **5**/1–4: 94–96; Moscow. – [In German]

– (1997): Some Mesozoic scorpionflies (Insecta: Panorpida = Mecoptera) of the families Mesopsychidae, Pseudopolycentropodidae, Bittacidae, and Permochoristidae. – Paleontologicheskij Zhurnal, **1**: 65–71; Moscow. – [In Russian] – [1997a]

– (1997): Early evolution of Scorpionflies (Insecta: Panorpida). 140 pp.; Moscow (Pal. Inst. RAN). – [In Russian] – [1997b]

Petrulevicius, J. F. (1998): First hanging fly fossil from South America. – 1st Paleoentomological Conf., 30 Aug. – 4 Sept. 1998, Moscow, Abstracts, 34; Moscow.

Ren Dong (1993): First discovery of fossil bittacids from China. – Acta Geologica Sinica, **67**/4: 376–381; Beijing. – [In Chinese]

– (1997): Studies on late Jurassic scorpion-flies from northeast China (Mecoptera: Bittacidae, Orthophlebiidae). – Acta Zootaxonomica Sinica, **22**/2: 172–188; Beijing.

Riek, E. F. (1955): Fossil insects from the Triassic Beds at Mt. Crosby, Queensland. – Austral. J. Zool., **3**/4: 654–691; Melbourne.

Schweigert, G., Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M. & Hugger, R. (1996): Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., **236**: 1–12, 7 figs; Stuttgart.

Spahr, U. (1989): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Überordnung Mecopteroidea. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **157**: 1–187; Stuttgart.

Sukatsheva, I. D. (1985): Jurskije skorpionizy Juzhnoy Sibirii i Zapadnoy Mongolii. – Trudy paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, **211**: 96–114, 22 figs; Moscow. – [In Russian]

– (1990): Scorpion flies. Panorpida. – Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, **239**: 88–94, 9 figs; Moscow. – [In Russian]

Tillyard, R. (1933): The panorpoid complex in the British Rhaetic and Lias. – Fossil Insects, **3**: 1–78; London.

Viohl, G. (1998): Die Solnhofener Plattenkalke – Entstehung und Lebensräume. – Archaeopteryx, **16**: 37–68, 1 pl., 24 figs; München.

Weyenbergh, H. (1869): Sur les insectes fossiles du calcaire lithographique de la Bavière, qui se trouvent au Musée Teyler. – Arch. Mus. Teyler, **2**: 247–294, 5 pls; Haarlem.

Weitschat, W. & Wichard, W. (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. 256 pp., 92 pls, 96 figs; München (Pfeil).

Willmann, R. (1977): Mecopteren aus dem untereozänen Moler des Limfjordes (Dänemark). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1977**: 735–744, 10 figs; Stuttgart.

– (1978): Mecoptera (Insecta, Holometabola). – *In*: Westphal, F. (ed.): Fossilium Catalogus Animalia, Pars **124**: 139 pp.; The Hague (Junk).

– (1987): The phylogenetic system of the Mecoptera. – Systematic Entomology, **12**: 519–524; Oxford.

– (1989): Evolution und Phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola). – Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., **544**: 1–153; Frankfurt a.M.

Willmann, R. & Novokschonov, V. (1998): *Orthophlebia lithographica* – die erste Mecoptere aus dem Solnhofener Plattenkalk (Insecta: Mecoptera, Jura). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1998**: 529–536, 5 figs; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Neue Mecopteren aus dem oberen Jura von Karatau (Kasachstan) (Insecta, Mecoptera: ›Orthophlebiidae‹). – Paläont. Z., **72**: 281–298, 25 figs; Stuttgart. – [1998b]

Zhang, J.-F. (1993): A contribution to the knowledge of insects from the Late Mesozoic in Southern Shaanxi and Henan Provinces, China. – Palaeoworld, **2**: 49–56; Nanjing.

Addresses of the authors:

Dr. G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly@gmx.de
Dr G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: schweigert@gmx.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 288	9 pp., 4 figs	Stuttgart, 3. 7. 2000

Two new fossil dragonfly species (Insecta: Odonata: Pananisoptera: Aeschnidiidae and Aktassiidae) from the Solnhofen Lithographic Limestones (Upper Jurassic, Germany)

By Günter Bechly, Stuttgart

With 4 Figures

Summary

Two new dragonfly taxa are described from the Upper Jurassic Solnhofen Limestone (Bavaria, Germany). *Solnhofenia stoebeneri* n. g. n. sp. is the sixth species of Aeschnidiidae from this locality and also the smallest one. *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp. (Petalurida: Aktassiidae) is one of the biggest dragonflies known from this locality and even from the whole post-Triassic Mesozoic and Cenozoic.

Zusammenfassung

Zwei neue Libellen werden aus den oberjurassischen Solnhofener Plattenkalken (Bayern, Deutschland) beschrieben. *Solnhofenia stoebeneri* n. g. n. sp. ist die sechste Art der Aeschnidiidae von dieser Fundstelle und auch die kleinste. *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp. (Petalurida: Aktassiidae) ist eine der größten bekannten Libellen von dieser Fundstelle und sogar aus dem ganzen post-triassischen Mesozoikum und Känozoikum.

1. Introduction

The extinct dragonfly family Aeschnidiidae belongs to the dominating elements of the Mesozoic odonate fauna. About 25 species are known from the Upper Jurassic to the Upper Cretaceous. Five species of Aeschnidiidae have been described from the famous Solnhofen Lithographic Limestones: *Aeschnidium densum* Hagen, 1862, *Urogomphus eximius* Hagen, 1862 (= *Lithoaeschnidium viohli* Nel, Martínez-Delclòs & Paicheler, 1993), *Urogomphus giganteus* (Münster in Germar, 1839), *Bergeriaeschnidia abscissa* (Hagen, 1862) (= *Bergeriaeschnidia inexpectata* Nel, Bechly & Martínez-Delclòs, 1996), *Malmaeschnidium mayeri* Nel, Martínez-Delclòs & Paicheler, 1993. Here I describe a sixth species which

is the smallest representative of this group from this locality. Furthermore, I describe a new giant petalurid species of the genus *Aeschnogomphus* (Aktassiidae), which indeed proves to be one of the biggest known odonates from the whole post-Triassic Mesozoic and Cenozoic.

2. Material and methods

The drawing was made with a camera lucida, and the photos were made with a 35 mm SLR camera and macro lens. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended by NEL et al. (1993), NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993), and BECHLY (1996). The systematic analysis is based on the principles of consequent Phylogenetic Systematics (sensu HENNIG 1966, 1969).

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793

Pananisoptera BECHLY, 1996
Family Aeschnidiidae HANDLIRSCH, 1906
(= Sonidae PRITYKINA, 1986; = Nothomacromiidae CARLE, 1995)

Genus *Solnhofenia* n. g.

Type species: *Solnhofenia stoebeneri* n. sp., by present designation.
Derivation of name: After the city of Solnhofen in Bavaria (Germany).

Diagnosis. – See type species, since monotypic.

Phylogenetic position. – This genus shares four distinct synapomorphies with Aeschnidiidae and thus can be attributed to this taxon with great certainty: Discoidal triangles strongly transverse in both pairs of wings; presence of a well-defined Mspl that originates and ends on MA; hypertrophied vein PsA and enlarged subdiscoidal triangle with an angled posterior side; fan-like anal area. Furthermore, there are several rare symplesiomorphies, such as the short and broad female abdomen, short abdominal segments, and widely separated compound eyes.

Solnhofenia stoebeneri n. sp.

Figs 1–2

Holotype: Specimen no. SMNS 64274 in collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde, Stuttgart, Germany. This specimen was kindly donated to this museum by the private collector Mr G. STÖBENER (Staufenberg). It is the only known specimen of this new taxon.

Type locality: Blumenberg near Eichstätt, southern Frankonian Alb, Bavaria, Germany.

Type horizon: Solnhofen Formation (Solnhofen Lithographic Limestones, „Malm ζ 2b"). Upper Jurassic, Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone.

Derivation of name: Named in honour of the collector Mr GERHARD STÖBENER (Staufenberg).

Diagnosis. – This new genus and species differs from all other Aeschnidiidae from the same locality by its distinctly smaller size (wing length 32.5 mm, compared to 40–95 mm in the five other species). Also considering other localities, it is distinguished from the few other Aeschnidiidae that are of comparably small size by the following hindwing characters: Discoidal triangle relatively broad (discoidal triangle very narrow in *Iberoaeschnidium conquensis*, *Lleidoaeschnidium valloryi*, and *Aeschnidiella kabanovi*); its distal side MAb straight (MAb distinctly bulged inwards in *Iberoaeschnidium conquensis*, *Lleidoaeschnidium valloryi*, *Aeschnidiella kabanovi*, and *Nannoaeschnidium pumilio*); subdiscoidal veinlet very long and transverse (short and/or oblique in all other species); subdiscoidal triangle very broad with angled posterior side (subdiscoidal triangle narrow with curved posterior side in *Lleidoaeschnidium valloryi*, *Aegyptidium aburasiensis*, and *Aeschnidiella kabanovi*); space between MA and Mspl broad (very narrow in *Iberoaeschnidium conquensis*, *Aegyptidium aburasiensis*, and *Aeschnidiella kabanovi*).

Description

A rather complete but very poorly preserved fossil dragonfly with all four wings in outstretched position. Only one pair of legs is visible, and the distal parts of the forewings and the right hindwing are hardly preserved. The main veins are visible due to the corrugation of the wing, but only few crossveins are preserved. Probable total wing span about 68 mm. It cannot be clearly recognized if it is a male or a female specimen, but within Aeschnidiidae such a broad abdomen always suggests that it is most likely a female specimen.

Body: Width of head 5.9 mm; compound eyes small and widely separated (distance 2.9 mm). Thorax is 9.6 mm long and max. 5.5 mm wide, but does not show any details. Length of abdominal segment I, 2.4 mm; of segment II, 3.4 mm; of segment III, 3.0 mm; of segment IV, 4.1 mm; of segment V, 2.9 mm; of segment VI, 3.2 mm; of segment VII, 2.4 mm; of segment VIII, 3.0 mm; of segment IX, 2.2 mm; visible length of segment X, 0.4 mm. Anal appendages well-preserved (cerci 2.2 mm long and 0.8 mm wide; epiproct 2.1 mm long and pointed); thus, the relative length of the anal appendages is much longer than for example in *Urogomphus* (Bechly 1998). The median longitudinal „line“ that is visible on the abdomen probably is not a dorsal carina, but the ventral cleft. Auricles or secondary genital organs are not visible. The fore legs are well-preserved (visible length of femur 5.5 mm, length of tibia 5.6 mm, length of tarsus with claws 2.9 mm). The middle and hind legs are not visible.

Forewing: Only very poorly preserved. Even the total length is not visible. The only useful preserved character is the transverse discoidal triangle, which is somewhat broader than that of the hindwing; length of its anterior side, 2.2 mm; of its straight basal side, 3.6 mm; of its distal side MAb, 4.5 mm; MAb is slightly sigmoidally curved.

Hindwing: Length, 32.3 mm; max. width near wing base, 11.1 mm; width at nodus, 9.6 mm; distance from base to arculus, 3.2 mm; distance from base to nodus, 14.5 mm. Pterostigma not preserved. Nodus situated at about 45 % of wing length. Nodal transverse and subnodal veinlet oblique. It is not visible if ScP is prolonged distal of nodus by a pseudo-ScP. Only the two primary antenodal crossveins are preserved; they are aligned and strong. Ax1 is 0.7 mm basal of arculus, while Ax2 is not clearly preserved. Arculus angled with a less distinct posterior part. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 5.9 mm basal of subnodus, and origin of IR2 only 0.5 mm distal of midfork.

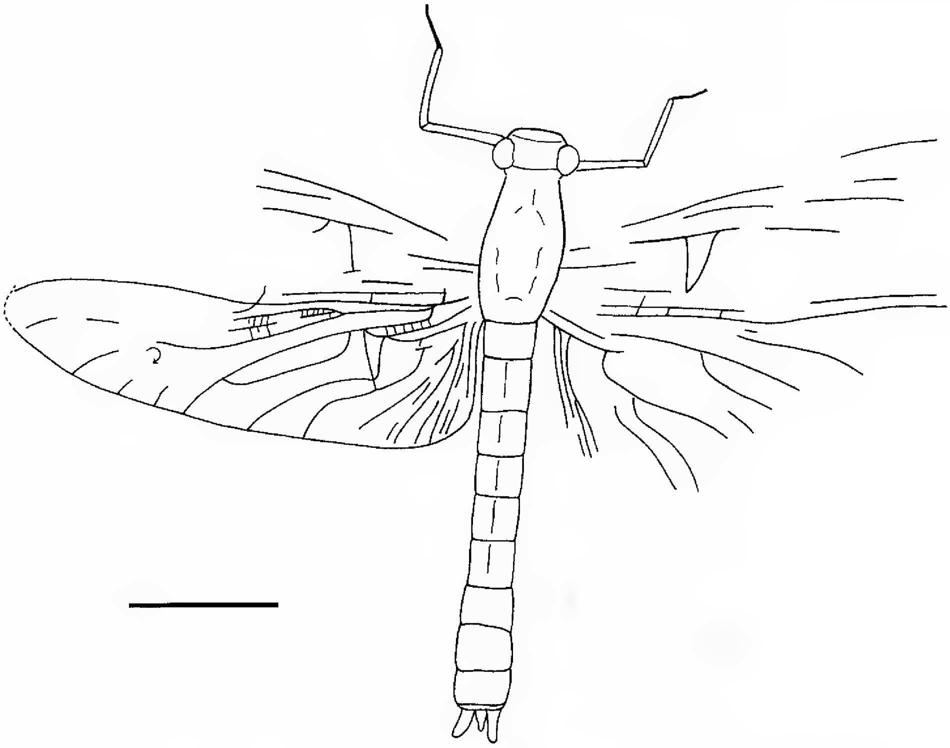


Fig. 1. *Solnhofenia stoebeneri* n. gen. n. sp., holotype SMNS 64274. Scale 10 mm.

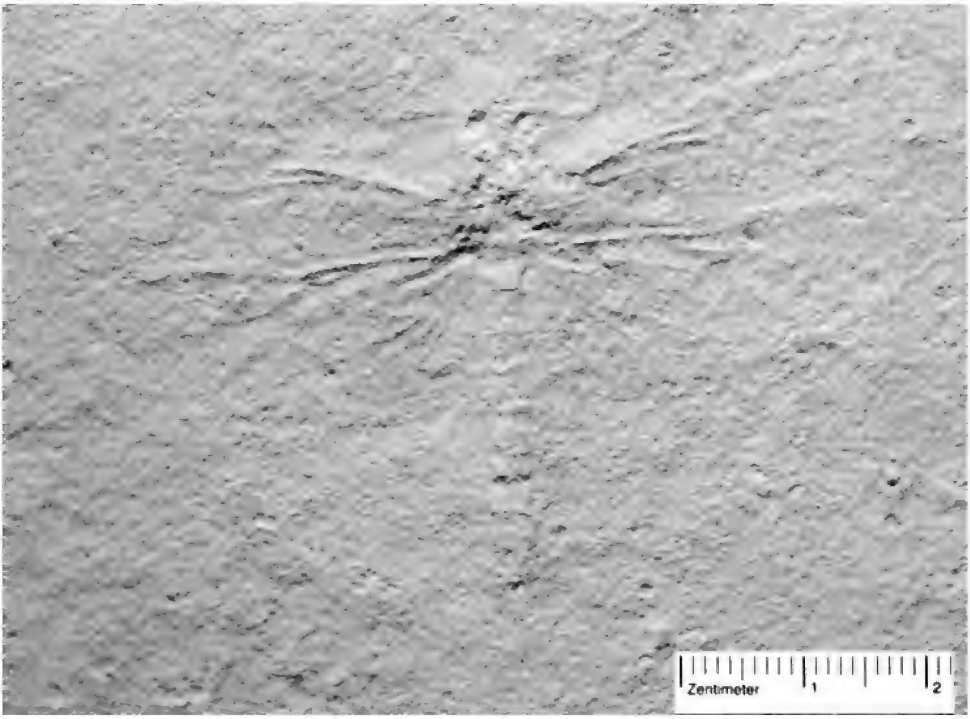


Fig. 2. *Solnhofenia stoebeneri* n. gen. n. sp., holotype SMNS 64274. Scale as indicated by rule.

Base of RP2 aligned with subnodus. Oblique vein(s) ‚O‘ not preserved. Rspl not clearly preserved. Distal part of wing poorly preserved, not showing useful details. Area between RP3/4 and MA distally widened. Mspl short (length 9.2 mm) but well-defined; Mspl originates and ends on MA. Postdiscoidal area distally gently widened (width near discoidal triangle, 3.2 mm; width at posterior wing margin, 4.5 mm). Hypertriangle long and narrow (length, 4.4 mm; max. width, 0.7 mm), and divided by several crossveins (at least five are visible); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its curved anterior side, 1.5 mm; of its bent basal side, 3.0 mm; of its straight distal side MAb, 3.5 mm. CuP-crossing and potential cubito-anal crossveins not preserved. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a large subdiscoidal triangle that was certainly divided into multiple cells. PsA ends at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA basally slightly diverging, but distally strongly divergent. MP reaches posterior wing margin on a level with subnodus. Posterior branches of CuAa not preserved or absent; CuAb not visible (reduced). Subdiscoidal veinlet very long (length, 0.7 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 3.7 mm. Anal area broad (max. width, 6.9 mm) and fan-like with several posterior branches of AA, alternating with concave intercalary veins. Anal loop absent. Pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle not preserved or absent. Neither distinct anal angle, nor anal triangle, but anal margin makes rectangular bend near wing base. No membranule visible.

Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Petalurida BECHLY, 1996
Family Aktassiidae PRITYKINA, 1968
Subfamily Aktassiinae PRITYKINA, 1968

Genus *Aeschnogomphus* HANDLIRSCH, 1906

Type species: *Aeschnogomphus buchi* (HAGEN, 1848), by subsequent designation of COWLEY (1934: 249). *Aeschnogomphus charpentieri* (HAGEN, 1848) is a junior synonym of *A. buchi* according to NEL et al. (1998: 42).

Further species: *Aeschnogomphus intermedius* (MÜNSTER in GERMAR, 1839) and *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp.

Phylogenetic position. – This genus belongs to Aktassiidae within the stemgroup of Petaluridae according to NEL et al. (1998). The attribution of the new species to this genus is based on the following distinct synapomorphies and diagnostic similarities: giant size (wing span larger than 150 mm); wings falcate and very slender; posterior margin of hindwing rather straight between CuA and apex; postnodal space and bridge space (Bqs-area) very narrow; discoidal triangles longitudinally elongate in both pairs of wings; RP3/4 and MA undulated in both pairs of wings; long and strong IR1; characteristical shape of long and straight anal appendages.

Aeschnogomphus kuempeli n. sp.
Figs 3–4

Holotype (Fig. 3): Specimen without number in coll. KÜMPEL (Wuppertal); the specimen is deposited as permanent loan at the Jura Museum in Eichstätt, and a donation to this museum is already written in will.

Paratype (Fig. 4): Specimen no. SOS 4653, Jura Museum in Eichstätt. The counterplate is

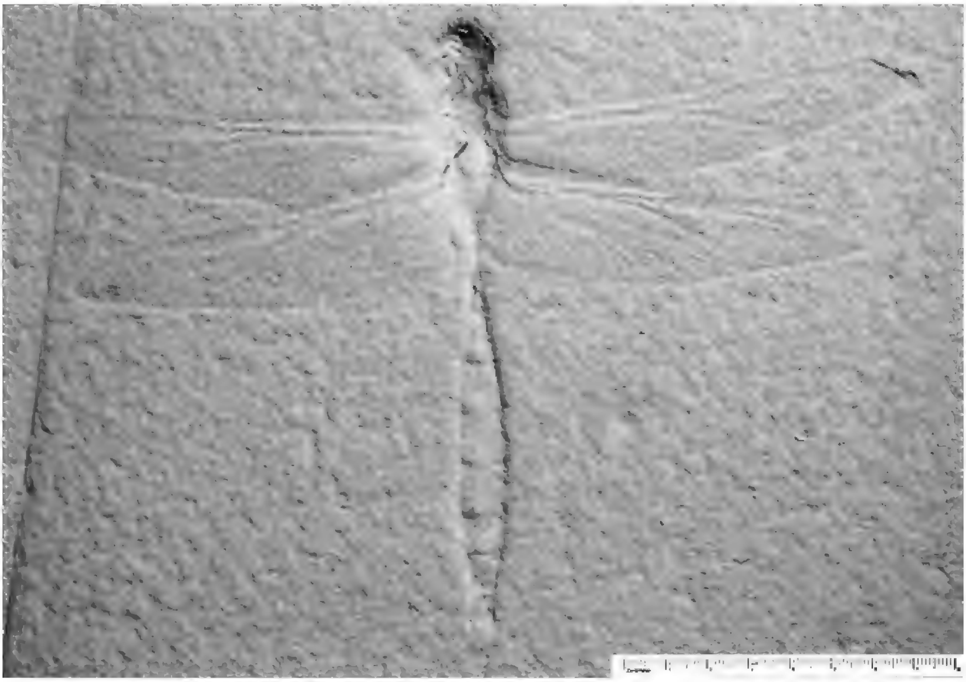


Fig. 3. *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp., holotype JME without no. (in coll. Kümpel). Scale as indicated by rule.

in private possession. A further specimen that might belong to this species or another new species is a large *Aeschnogomphus* with broadened abdomen that was found as first fossil insect from the Öchselberg quarry near Breitenhill (Malm ζ 1 or 2a according to Viohl, pers. comm.) and is now deposited at the Bürgermeister Müller Museum in Solnhofen.

Type locality: „Kinderdorf" quarry, Blumenberg near Eichstätt, southern Frankonian Alb, Bavaria, Germany.

Type horizon: Solnhofen Formation (Solnhofen Lithographic Limestones, „Malm ζ 2b"). Upper Jurassic, Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone.

Derivation of name: Named in honour of the collector Mr Dieter Kümpel (Wuppertal).

Diagnosis. – This new species differs from the other two species of the same genus by its larger size (wing span 205–220 mm) and the strong expansion of the distal part of the abdomen.

Description

Holotype: A complete male dragonfly with all four wings in outstretched position. Only one pair of legs is visible, and the apex of the left forewing is reconstructed. The wing venation is rather poorly preserved, but some of the main veins are visible due to the corrugation of the wing. Total wing span about 220 mm!

Body: The head is only preserved as a calcite-filled hollow; max. width of head, 14 mm; the compound eyes apparently have been large. The thorax does not show any useful details and none of the legs is visible. Length from head to apex of abdomen (incl. appendages) 143 mm; the basal part of the abdomen is strongly constricted (min. width only 2 mm), while the distal part is very much dilated (max. width

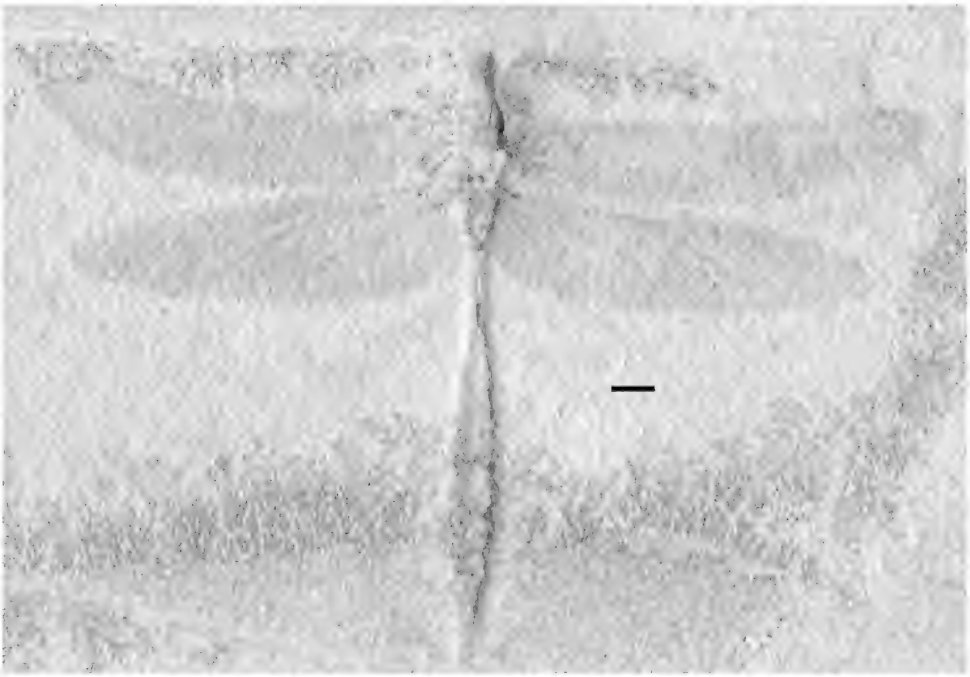


Fig. 4. *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp., paratype JME SOS 4653. Scale 10 mm.

11 mm). Anal appendages long (cerci 8–9 mm long), straight and strong, but poorly preserved. Auricles or secondary genital organs are not visible.

Forewings: Total length 106 mm; width at nodus 19.5 mm; distance from base to nodus about 50 mm. The only useful preserved characters are the longitudinal elongate discoidal triangles and the undulation of RP3/4 and MA.

Hindwings: Total length 96 mm; width at nodus 23 mm; distance from base to nodus 42 mm; nodus situated at about 44 % of wing length. A long vein IR1 seems to be present. The discoidal triangle are longitudinally elongate. RP3/4 and MA somewhat undulated. An anal angle and a large anal triangle are visible in the right hindwing, thus it is a male specimen.

Paratype: A complete dragonfly with all four wings in outstretched position. Head and thorax are only preserved as a hollow, and not show any useful details. Length from head to apex of abdomen (incl. appendages) about 130 mm; the basal part of the abdomen is strongly constricted (min. width only 3 mm), while the distal part is very much dilated (max. width 10.5 mm). Anal appendages not distinctly preserved. Length of hindwings 91 mm and total wing span 205 mm! The wing venation is rather poorly preserved, but the visible parts of the wing venation agree with an attribution to *Aeschnogomphus* (long IR1, no Rspl and Mspl, elongate discoidal triangle especially in hindwing). The sex of the specimen is not clearly recognizable, but the shape of the right hindwing base suggests that it could be a male specimen.

Discussion. – Even though there are only two differences that distinguish this new species from the two other known species of this genus, these differences are present in the holotype and paratype and absent in all other specimens of this genus.

Especially the curious dilation of the abdomen is a distinct character that warrants a separate species. It cannot be a sexual dimorphism, since both sexes are known from the two other species and they do never show such a dilation. Therefore, an artifact of preservation is highly unlikely as well.

There are only few other dragonflies from this locality that reach a similar size as the present new species. NEL et al. (1993: 247) measured 11 specimens of *Isophlebia aspasia* and mentioned that the forewings are 100–110 mm long and the hindwings are 94–110 mm long. However, only five of these specimens are actually larger than the holotype of *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp. The average forewing size of eight specimens of *Isophlebia aspasia* is 105 mm, thus slightly smaller. The two other species of *Aeschnogomphus* are distinctly smaller (max. forewing length 96 mm; NEL et al. 1998) and *Urogomphus giganteus* also does not exceed 200 mm wing span (max. wing length 93–95 mm). There are no other Mesozoic or Tertiary dragonfly species that reach a similar large size, except for the Triassic genus *Triadotypus* with a probable wing length of about 13 cm. The only extant odonate that reaches a similar size is the Neotropical helicopter damselfly *Megaloprepus coerulatus* with a maximum wing span of 200 mm, but it has much more slender wings and a very delicate abdomen. Consequently, the new species *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp. is one of the largest dragonfly species from the post-Triassic Mesozoic and Cenozoic.

4. Acknowledgements

I am most grateful to Mr K. A. FRICKHINGER (Emmering) for drawing my attention to the new aeschnidiid specimen and providing two photos, to Mr G. STÖBENER (Staufenberg) for the donation of the type of *Solnhofenia stoebeneri* n. gen. n. sp. to SMNS, and to Mr D. KÜMPEL (Wuppertal) for a loan of the holotype of *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp. and the donation of this important specimen to the Jura Museum in Eichstätt. I thank Dr G. VIOHL (Eichstätt) for a loan of the paratype of *Aeschnogomphus kuempeli* n. sp. and for information about the Öchselberg locality. I am indebted to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

8. References

BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

– (1998): A revision of the fossil dragonfly genus *Urogomphus*, with description of a new species (Insecta: Odonata: Pananisoptera: Aeschnidiidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **270**: 47 pp., 34 figs; Stuttgart.

– (1999): Phylogeny and systematics of fossil dragonflies (Insecta: Odonatoptera) with special reference to some Mesozoic outcrops. – PhD thesis, Univ. Tübingen. x + 755 pp.; Tübingen. – [Unpublished] – [1999a]

– (1999): Phylogenetic Systematics of Odonata. – Website on the Internet, http://members.tripod.de/GBechly/phylosys.htm. – [Will be electronically published in 2000 on CD-ROM by SCHORR, M. & LINDEBOOM, M. (eds) (in prep.): Fundamentals of odonatological research. Tübingen] – [1999b]

COWLEY, J. (1934): Changes in the generic names of the Odonata. – Entomologist, **67**: 200–205; London.

GERMAR, E.F. (1839): Die versteinerten Insecten Solenhofens. – Nov. Acta physico-med. Acad. Leop.-Carol., **19**/1: 187–222; Halle.

HAGEN, H. (1862): Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. – Palaeontographica, **10**: 96–145, pls 13–15; Cassel.

HANDLIRSCH, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. ix + 1430 pp., 51 pls; Leipzig (Engelmann).

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – Urbana (Univ. Illinois Press).
– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp.; Frankfurt a.M. (Kramer).
NEL, A., BECHLY, G., JARZEMBOWSKI, E. A. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. (1998): A revision of the fossil petalurid dragonflies (Insecta: Odonata: Anisoptera: Petalurida). - Paleontologia Lombarda, (N.S.), **10**: 1–68; Milano.
NEL, A., BECHLY, G. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. (1996): A new genus and species of Aeschnidiidae (Insecta: Odonata: Anisoptera) from the Solnhofen Limestone, Upper Jurassic, Germany. – Senckenbergiana Lethaea, **76**/1/2: 175–179; Frankfurt a. M.
NEL, A. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. (1993): Essai de révision des Aeschnidioidea (Insecta, Odonata, Anisoptera). – Cahiers Paléont., **1993**: 1–99; Paris.
NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les „Anisozygoptera“ fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro horssérie, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.
RIEK, E.F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

Author's address:

Dr. G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly@gmx.de.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 289	11 pp., 7 figs	Stuttgart, 3. 7. 2000

Two new tropical bugs (Insecta: Heteroptera: Thaumastocoridae – Xylastodorinae and Hypsipterygidae) from Baltic amber

By Günter Bechly, Stuttgart and Max Wittmann, Wendelstein

With 7 Figures

Summary

Two new Heteroptera species, *Xylastodoris gerdae* n. sp. and *Hypsipteryx hoffeinsorum* n. sp., are described from Baltic amber. It is the first record of tropical palm bugs (Thaumastocoridae: Xylastodorinae) for the Palaearctic and for Baltic amber, and the first fossil record and first Palaearctic record for the bug family Hypsipterygidae that are now only known from the Palaeotropis.

Zusammenfassung

Zwei neue Heteropterenspezies, *Xylastodoris gerdae* n. sp. and *Hypsipteryx hoffeinsorum* n. sp., werden aus dem Baltischen Bernstein beschrieben. Es handelt sich um den ersten Nachweis der tropischen Palmenwanzen (Thaumastocoridae: Xylastodorinae) für die Paläarktis und den Baltischen Bernstein, und den ersten Fossilnachweis und ersten Nachweis für die Paläarktis der Wanzenfamilie Hypsipterygidae, die heute nur aus der Paläotropis bekannt ist.

1. Introduction

Thaumastocoridae is a small monophyletic family of bugs with relictual Gondwanan distribution that are characterized by a flat body, strongly anteriorly produced mandibular plates, and asymmetrical male genitalia as putative synapomorphies (Schuh & Slater 1995). Bergroth (1909) and Reuter (1912) regarded the family as an isolated „primitive“ group within Heteroptera, and Cobben (1978) regarded the family as of problematic position, but most commonly they are now placed in Cimicomorpha (Slater & Drake 1956, Drake & Slater 1957, Stys 1962, Kumar 1964, Schaefer 1969, Kerzhner 1981, Schuh & Stys 1991, Schuh & Slater 1995). Thaumastocoridae could be the sistergroup of Tingidae (Kerzhner 1981) or Miridae + Tingidae (Schuh & Stys 1991). The family is divided into two subfamilies (Drake & Slater 1957): Thaumastocorinae Kirkaldy, 1908 with four extant genera with totally nine species that are mainly endemic to Australia (except for one genus and species in India); and Xylastodorinae BARBER, 1920 (palm bugs) with the two extant genera *Discocoris* KORMILEV, 1955 with five species from South America, and *Xylastodoris* BARBER, 1920 with a single extant species from Cuba and Florida (probably introduced by man), as well as the fossil genus *Paleodoris* POINAR & SANTIAGO-BLAY, 1997 with a single species from Dominican amber. Both subfamilies seem to be monophyletic, since Thaumastocorinae is characterized by strongly protuberant eyes as putative autapomorphy, while Xylastodorinae is characterized by conspicuously projecting antenniferous tubercles and the loss of both parameres as putative autapomorphies. VIANA & CARPINTERO (1981) regarded Xylastodorinae as a distinct family, which was rejected by SLATER & BRAILOVSKY (1983), since it obscures rather than clarifies the phylogenetic position of this group.

POINAR & SANTIAGO-BLAY (1997) described *Paleodoris lattini* from Dominican amber (20–40 million years bp) as first fossil record of Thaumastocoridae. They also mentioned the citation of a putative representative of this family from Mexican amber in POINAR (1992), which they could not relocate. However, in the referring publication there is no such citation, but only a citation of a specimen from Dominican amber (lapsus?). We here describe the first fossil species of Thaumastocoridae – Xylastodorinae from Baltic amber.

Hypsipterygidae also is a small monophyletic family of poorly known bugs with only a single extant genus with three species from Thailand, Angola, and Uganda (DRAKE 1961, STYS 1970). They were originally classified as subfamily of Dipsocoridae, but are now generally regarded as a distinct family within Dipsocoromorpha (SCHUH & SLATER 1995). *Hypsipteryx* species are characterized by a distinct ornamentation of the forewings (autapomorphy), a straight labium (autapomorphy), and thin legs. They are superficially similar but unrelated to lace bugs (Tingidae). No fossil Hypsipterygidae have previously been described. Here we describe a new species of the extant genus *Hypsipteryx* from Baltic amber.

Methods

The drawings were made with camera lucida, and the photos have been made with a 35 mm SLR camera on a binocular microscope.

2. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758 (= Hexapoda Latreille, 1825)
Pterygota Brauer, 1885
Order Heteroptera Latreille, 1810
Infraorder Cimicomorpha Leston et al., 1954
Superfamily Miroidea Hahn, 1831
Family Thaumastocoridae Kirkaldy, 1908
(= Thaumastotheriinae Kirkaldy, 1908)
Subfamily Xylastodorinae Barber, 1920 (= Discocorinae Kormilev, 1955)

Genus *Xylastodoris* Barber, 1920

Xylastodoris gerdae n. sp.
Figs 1–5

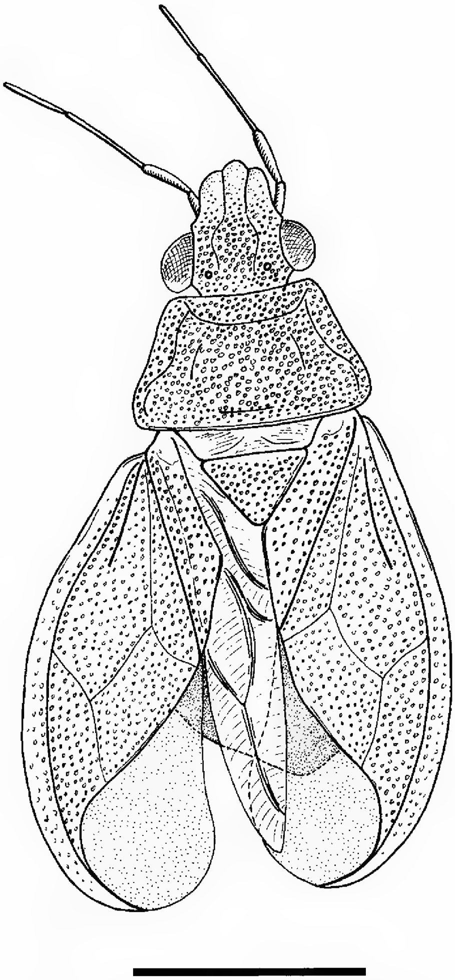


Fig. 1. *Xylastodoris gerdae* n. sp., holotype SMNS BB-2368. Scale 1 mm [drawing Bechly].

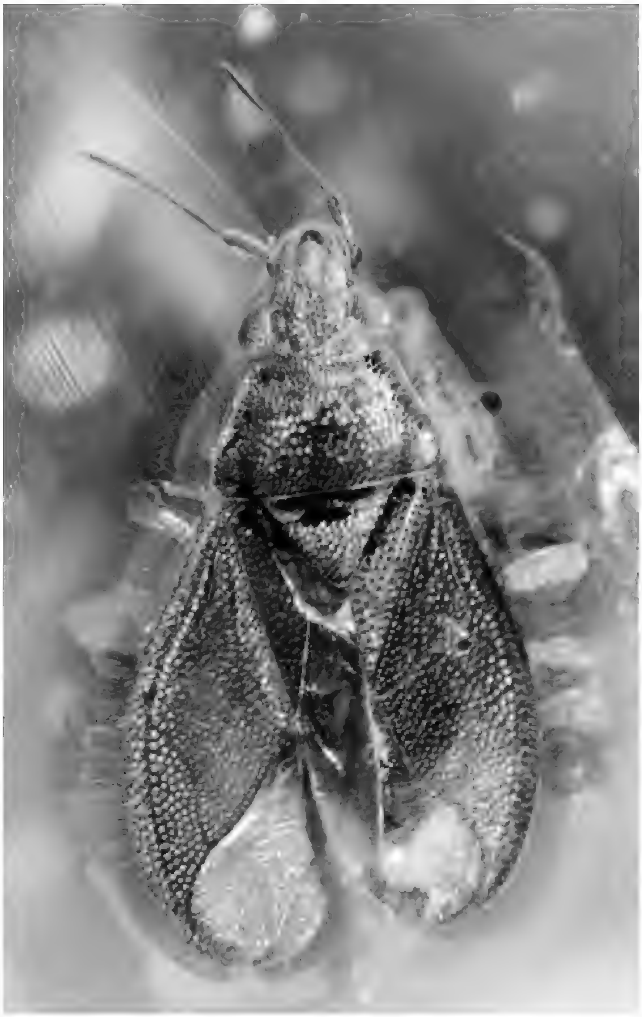


Fig. 2. *Xylastodoris gerdae* n. sp., holotype SMNS BB-2368. Without scale [photo BECHLY].

Holotype (Figs 1–3): Specimen no. BB-2368 in the amber collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde Stuttgart, Germany; purchased from the private collection of the second author.

Paratype (Figs 4–5): Specimen no. 1268 coll. HOFFEINS (will be donated and deposited at Entomological Institute, Eberswalde, Germany).

Type locality: Baltic. The holotype was purchased as Baltic amber by the second author in March 1999 from a Polish trader, and was now purchased by SMNS. The bright yellow colour, the presence of stellate hairs of oak blossoms, and the strong development of „white cloudy matter" around parts of the inclusion also confirm the Baltic origin.

Age: Eocene (40–50 my bp), Baltic amber (Succinite).

Derivation of name: Named in honour of Mrs GERDA WITTMANN (Wendelstein), dear wife of the second author.

Diagnosis. – This new species is very similar to the extant type species *X. luteolus* (royal palm bug), but can be distinguished by the following diagnostic features: size somewhat larger (3.0 mm compared to 2.3 mm in *X. luteolus*); punctuation

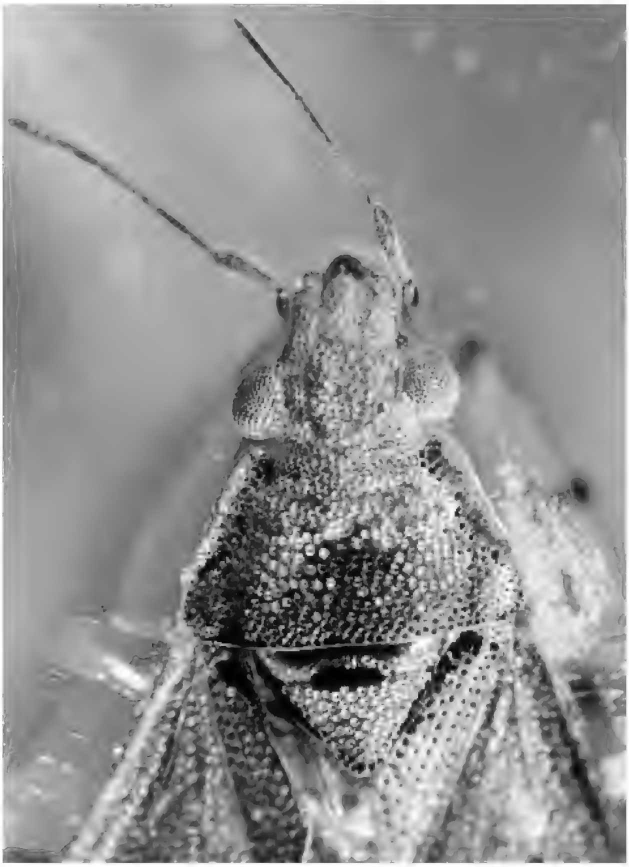


Fig. 3. *Xylastodoris gerdae* n. sp., holotype SMNS BB-2368. Without scale [photo BECHLY].

strongly developed (body surface is only weakly punctuate in *X. luteolus*); antenniferous tubercles less conspicuous (?); borderline between corium and membrane strongly curved (only smoothly curved in *X. luteolus*).

Description (holotype). – A completely preserved small bug of uncertain sex (most likely a female). Unfortunately the ventral side of the body and all legs are clouded by „white matter“ (in German „Verflohmung“ or „Verflumung“), so that no details are visible. Body elongate and flattened; total length 3.15 mm, max. width 1.45 mm; dorsal surfaces (head, pronotum, scutellum, and corium of hemi-elytrae) densely ornated with well-defined punctures; head length 0.57 mm, width between compound eyes 0.38 mm; head prognathous with large mandibular plates that are not surpassing the clypeus; clypeus parallel-sided; antennae four-segmented (length of segment I = 0.13 mm, segment II = 0.24 mm, segment III = 0.41 mm, segment IV = 0.28 mm); the two basal antennal segments are distinctly thicker than the two distal ones; second segment of antenna distinctly surpassing mandibular plates; antenniferous tubercle hardly visible; two ocelli widely separated (distance between ocelli 0.23 mm; distance ocellus to compound eye 0.06 mm) and aligned with posterior margin of compound eyes; compound eyes rather large and sessile (not protuberant); rostrum not visible in the holotype, but in the paratype it reaches up to the po-

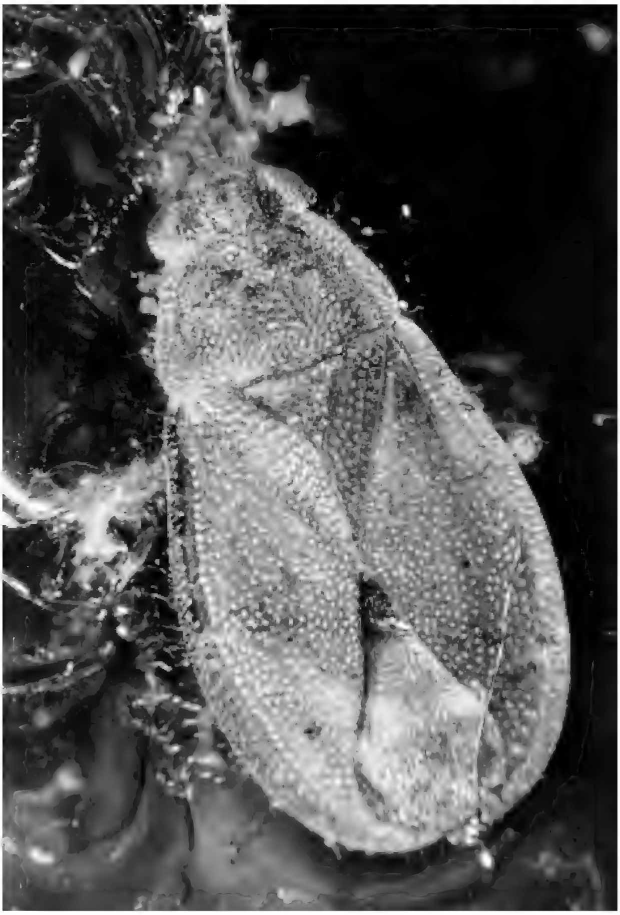


Fig. 4. *Xylastodoris gerdae* n. sp., paratype, no. 1268 coll. HOFFEINS, dorsal view. Without scale [photo BECHLY].

sterior third of the metathoracic sternite; posterior margin of head not withdrawn into pronotum; pronotum wider than long and distally broadened (length 0.57 mm, width 0.64–1.03 mm); lateral margins of pronotum nearly straight, only slightly concave; scutellum large, forming an equilateral triangle; hemi-elytra extending 0.48 mm beyond tip of abdomen (total forewing length 2.07 mm); clavus distally broadened (basal width 0.16 mm, distal width 0.22 mm); lateral margin of corium expanded (width 0.09 mm), explanate and reflexed, and extending to tip of membrane; border between corium and membrane strongly curved (distal half of membrane nearly circular); venation of corium with typical pattern of Sc, R, r-m, M&Cu. and CuP&AA1 (as figured by SCHAEFER 1969, fig. 2); membrane transparent and without veins (length of membrane from clavus to apex 1.12 mm); hindwing (the left hindwing is partly visible) with typical venation of R, M&Cu, R&M, CuA, and CuP (as figured by SCHAEFER 1969, fig. 1); legs relatively short, but no details are visible; length of thorax + abdomen 2.10 mm; sternites and genitalia not visible, but a faint outline of the produced tip of the abdomen suggests that it could be a female specimen.

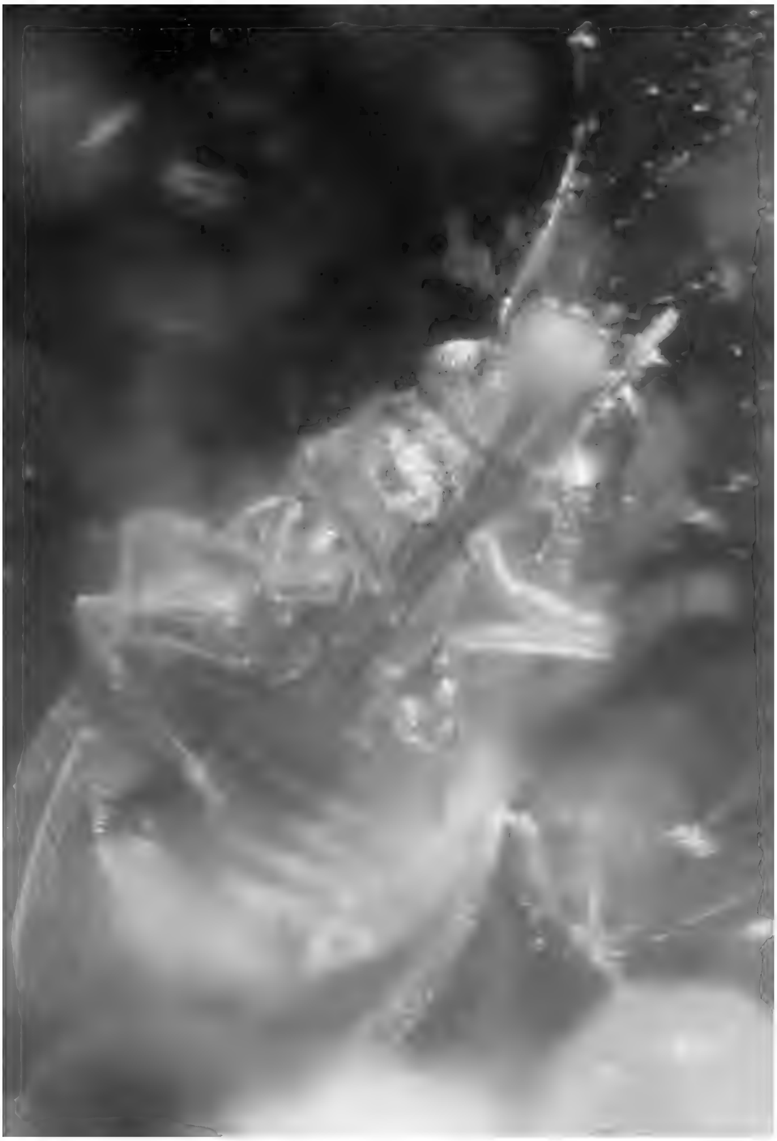


Fig. 5. *Xylastodoris gerdae* n. sp., paratype, no. 1268 coll. HOFFEINS, ventral view. Without scale [photo BECHLY].

The paratype is more or less identical to the holotype, but also shows the ventral side.

Discussion. – According to the family and subfamily keys in SCHUH & SLATER (1995) this specimen can be clearly identified as a Thaumastocoridae – Xylastodorinae, and thus represents the oldest fossil record and the first record of Thaumastocoridae for the Palaearctic. Xylastodorinae only feed on palms (BARBER 1920, KORMILEV 1955, BARANOWSKI 1958, SCHUH 1975, SLATER & SCHUH 1990, SCHUH & SLATER 1995), which agrees with the record of various Palmeae in Baltic amber (SPAHR 1993: 50–51). According to the generic key of Xylastodorinae in POINAR &

SANTIAGO-BLAY (1997) this specimen without doubt belongs to the extant genus *Xylastodoris*, since it shares all six diagnostic characters, and is even strikingly similar to the extant type species *X. luteolus*. POINAR & SANTIAGO-BLAY (1997) suggested that *Xylastodoris luteolus* from Cuba (secondarily introduced in Florida) might be a relic taxon, and that the record of the closely related *Paleodoris lattini* from Dominican amber shows that the group had a wider distribution with a Gondwanian pattern in the past. The present record from Baltic amber shows that the distribution was even much more wide than suggested by these authors, and that the Gondwanian pattern of distribution is just an artifact of extinction due to climatic changes in the Tertiary.

Infraorder Dipsocoromorpha STYS & KERZHNER, 1975

Family Hypsipterygidae DRAKE, 1961

Genus *Hypsipteryx* DRAKE, 1961

Hypsipteryx hoffeinsorum n. sp.

Figs 6–7

Holotype: Specimen no. 990 coll. HOFFEINS (will be donated and deposited at Entomological Institute, Eberswalde, Germany). The amber piece is embedded in a polished block of synthetic resin. The presence of stellate hairs shows that it is no recent African copal, but genuine Baltic amber.

Type locality: Baltic.

Age: Eocene (40–50 my bp), Baltic amber (Succinite).

Derivation of name: Named in honour of Mrs CHRISTEL HOFFEINS and Mr HANS WERNER HOFFEINS (Hamburg) who has declared in will the donation of the holotype to the Entomol. Institute in Eberswalde.

Diagnosis. – This new species is very similar to the extant type species *H. ectpaglus*, but can be easily distinguished from all three extant species by the different venation of the forewings and the different shape and sculpturing of the pronotum, as well as the distinctly thicker legs and larger eyes. The new amber species furthermore differs from both African species by the non-abbreviated forewings and the larger body size, which both rather agree with the type species.

Description. – A completely preserved tiny bug of indeterminable sex. Unfortunately parts of the head, most of the ventral side of the body and all legs are obscured by clouds of „white matter“. Body elongate (total length 1.9 mm, max. width 1.1 mm); dorsal surfaces of wings and scutellum densely ornated with small punctures, giving the animal a general appearance similar to a lace bug (Tingidae); head length 0.34 mm, width between the compound eyes 0.16 mm; segmentation of antennae not clearly visible, but especially the distal parts of the antennae bear long hairs (total length of antenna 1.0 mm; length of the last segment 0.20 mm); the base of the antenna is somewhat thickened; no ocelli; compound eyes rather large (0.20 mm); rostrum largely clouded; pronotum rectangular, somewhat narrowed anteriorly (length 0.20–0.22 mm, width 0.44–0.54 mm); median part of pronotum with three inconspicuous longitudinal ridges; scutellum large (length 0.53 mm, width at base 0.35 mm); forewings 1.5 mm long, without distinction between hemi-elytra and membrane; pattern of forewing venation more or less identical to extant Hypsi-

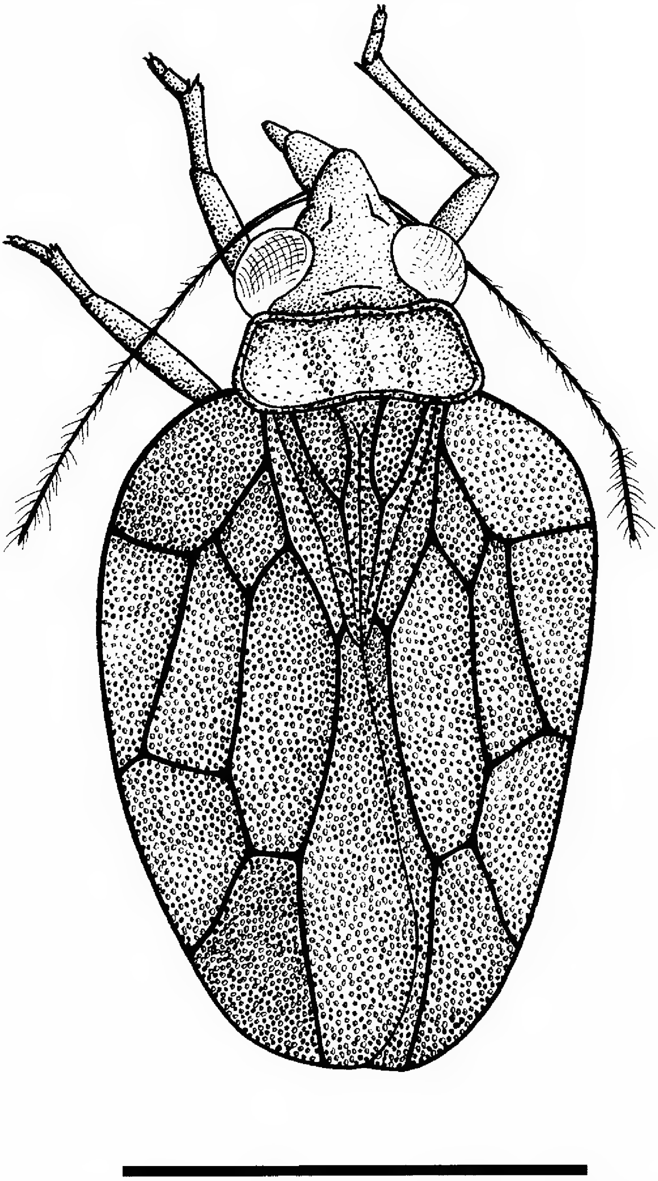


Fig. 6. *Hypsipteryx hoffeinsorum* n. sp., holotype, no. 990 coll. HOFFEINS. Scale 1 mm [drawing BECHLY].

pterygidae; hindwings not visible; legs relatively short and strong with short two-segmented tarsi with small tarsal claws; sternites and genitalia not visible.

Discussion. – This new species from Baltic amber demonstrates that Hypsipterygidae were more widely distributed in the Tertiary and that the current palaeotropical disjunct distribution of this group is caused by extinction events that are most probably related to the significant climatic changes within the Tertiary. It is also a further indication for the presence of tropical forests in the Baltic region of the Lower Tertiary.

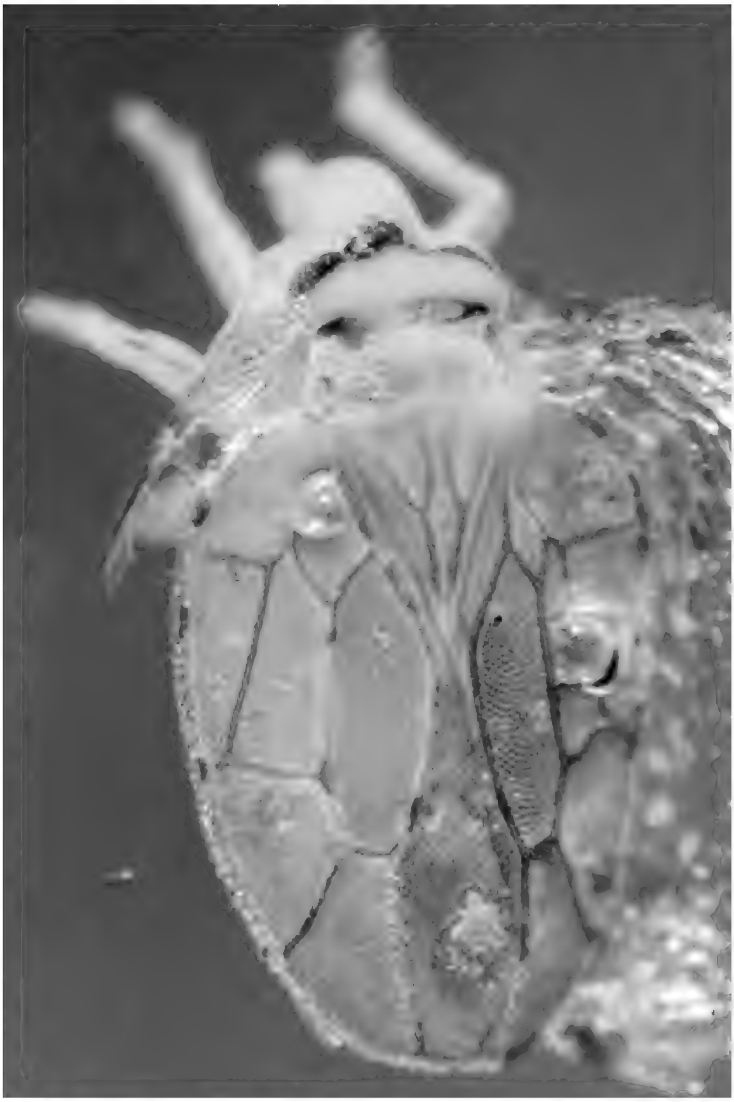


Fig. 7. *Hypsipteryx hoffeinsorum* n. sp., holotype, no. 990 coll. HOFFEINS. Without scale [photo BECHLY].

3. Acknowledgements

We are most grateful to Mr HANS WERNER HOFFEINS and Mrs CHRISTEL HOFFEINS (Hamburg, Germany) for a loan of two type specimens, and to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

4. References

BARANOWSKI, R. M. (1958): Notes on the biology of the royal palm bug, *Xylastodoris luteolus* Barber (Hemiptera, Thaumastocoridae). – Ann. ent. Soc. Am., **51**: 547–551; Washington.

BARBER, H. G. (1920): A new member of the family Thaumastocoridae. – Bull. Brooklyn ent. Soc., **15**: 97–105; Lancaster.

BERGROTH, E. (1909): Vier neue australische Hemipteren-Gattungen. – Deutsch. ent. Z., **1909**: 328–335; Berlin.

COBBEN, R. H. (1978): Evolutionary trends in Heteroptera. Part 2. – Meded. Landbouwhogeschool, **78/5**: 407 pp.; Wageningen (Veeman)

DRAKE, C. J. (1961): A new subfamily, genus and two new species of Dipsocoridae (Hemiptera). – Publ. Cult. Co. Diam. Angola, **52**: 75–80; Lisboa.

DRAKE, C. J. & SLATER, J. A. (1957): The phylogeny and systematics of the family Thaumastocoridae (Hemiptera: Heteroptera). – Ann. ent. Soc. Am., **50**: 353–370; Washington.

KERZHNER, I. M. (1981): Fauna of the USSR. Bugs. Vol. 13, no. 2. Heteroptera of the family Nabidae. 326 pp.; Leningrad (Zool. Inst. Nauka). – [In Russian]

KIRKALDY, G. W. (1908): Memoir on a few heteropterous Hemiptera from eastern Australia. – Proc. Linn. Soc. N.S.W., **32**: 768–788; Sidney.

KORMILEV, N. A. (1955): Una curiosa familia de Hemipteros nueva para la fauna Argentina. Thaumastotheriidae (Kirkaldy), 1907. – Rev. Soc. ent. Argent., **17**: 5–10; Buenos Aires.

KUMAR, R. (1964): Anatomy and relationships of Thaumastocoridae (Hemiptera: Cimicoidea). – J. ent. Soc. Qd, **3**:48–51; Brisbane.

POINAR, G. O. (1992): Life in Amber. xiii + 350 pp.; Stanford (Stanford Univ. Press).

POINAR, G. O. & SANTIAGO-BLAY, J. A. (1997): *Paleodoris lattini* gen. n., sp. n., a fossil palm bug (Hemiptera: Thaumastocoridae, Xylastodorinae) in Dominican amber, with habits discernible by comparative functional morphology. – Ent. scand., **28**(3): 307–310; Copenhagen.

REUTER, O. M. (1912): Bemerkungen über mein neues Heteropteren-System. – Öfv. Finska Vet. Soc. Förh., **54A/6**: 1–62; Helsingfors.

SCHAEFER, C. W. (1969): Morphological and phylogenetic notes on the Thaumastocoridae (Hemiptera-Heteroptera). – J. Kansas ent. Soc., **42**: 251–256; Manhattan.

SCHUH, R. T. (1975): Wing asymmetry in the thaumastocorid *Discocoris drakei* (Hemiptera). – Rev. Peruana Entomol., **18**: 12–13; Lima.

SCHUH, R. T. & SLATER, J. A. (1995): True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera) – classification and natural history. xii + 336 pp.; Ithaca & London (Cornell Univ. Press).

SCHUH, R. T. & STYS, P. (1991): Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera). – J. N.Y. ent. Soc., **99**: 298–350; New York.

SLATER, J. A. (1973): A contribution to the biology and taxonomy of Australian Thaumastocoridae with the description of a new species (Hemiptera: Heteroptera). – J. Austr. ent. Soc., **12**: 151–156; Brisbane.

SLATER, J. A. & BRAILOVSKY, H. (1983): The systematic status of the family Thaumastocoridae with the description of a new species of *Discocoris* from Venezuela (Hemiptera: Heteroptera). – Proc. ent. Soc. Wash., **85**: 560–563; Washington.

SLATER, J. A. & DRAKE, C. J. (1956): The systematic position of the family Thaumastocoridae (Hemiptera-Heteroptera). – Proc. 10th Int. Cong. Ent., **1**, (1956); Montreal.

SLATER, J. A. & SCHUH, R. T. (1990): A remarkably large new species of *Discocoris* from Colombia (Heteroptera: Thaumastocoridae). – J. N.Y. ent. Soc., **98**: 402–405; New York.

SPAHR, U. (1993): Systematischer Katalog und Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Flora. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **195**: 99 pp.; Stuttgart.

STYS, P. (1962): Venation of metathoracic wings and notes on the relationships of Microphysidae (Heteroptera). – Čas. čsl. Spol. ent., **59**: 234–239; Praha.

– (1962): On the morphology and classification of the family Dipsocoridae s. lat., with particular reference to the genus *Hypsipteryx* Drake (Heteroptera). – Acta Entomol. Bohemoslav., **67**: 21–46; Praha.

VIANA, M. J. & CARPINTERO, D. J. (1981): Una nueva especie de „*Discocoris*“ Kormilev, 1955 (Hemiptera, Xylastodoridae). – Com. Mus. arg. cienc. nat. Bernardino Rivadavia, Entomol., **1**: 65–74; Buenos Aires.

Addresses of the authors:

Dr. G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly@gmx.de
M. Wittmann, Heuweg 12, D-90530 Wendelstein, Germany.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 290	23 S., 2 Taf., 8 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 5. 7. 2000

Brachiopoden aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, SW Deutschland)

Brachiopods from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Jurassic, SW Germany)

Von Olga Dietl und Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 2 Tafeln, 8 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract

The brachiopods from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone) are described. Four species are recognized: *Ornithella* cf. *pentagonalis* (Bronn), *Cheirothyris fleuriausa* (d'Orbigny), *Torquirhynchia speciosa* (Münster), and *Lacunosella* sp. A neotype is designated for *Ornithella pentagonalis* (Bronn). The brachidium of *Cheirothyris fleuriausa* is described in detail from specimens coming from contemporaneous coraliferous beds. The brachiopods found in the lithographic limestone lithofacies were transported by predators and turbidites into the depositional basin, which was unfavourable for settling.

Zusammenfassung

Die Brachiopodenfunde aus dem oberjurassischen Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone) werden dokumentiert, taxonomisch bewertet und paläoökologisch diskutiert. Es konnten vier Arten identifiziert werden: *Ornithella* cf. *pentagonalis* (Bronn), *Cheirothyris fleuriausa* (d'Orbigny), *Torquirhynchia speciosa* (Münster) und *Lacunosella* sp. Für *Ornithella pentagonalis* (Bronn) wird ein Neotypus designiert. Das Armgerüst von *Cheirothyris fleuriausa* wird anhand von Funden aus altersgleicher Korallenfazies dargestellt. Die Brachiopoden aus dem Plattenkalk wurden durch Freßfeinde und Turbiditereignisse in diesen für sie nicht besiedelbaren Ablagerungsraum eingetragen.

1. Einleitung

Brachiopoden gehören in den klassischen Plattenkalk-Vorkommen der Südlichen Frankenalb (Solnhofen, Eichstätt) und auch im Nusplinger Plattenkalk zu den Raritäten. Aufgrund ihrer starken Verdrückung wurden sie in der Regel nur informell unter Bezeichnungen wie *Loboidothyris* sp., „*Terebratula*“ sp., *Lacunosella* sp., *Sep-*

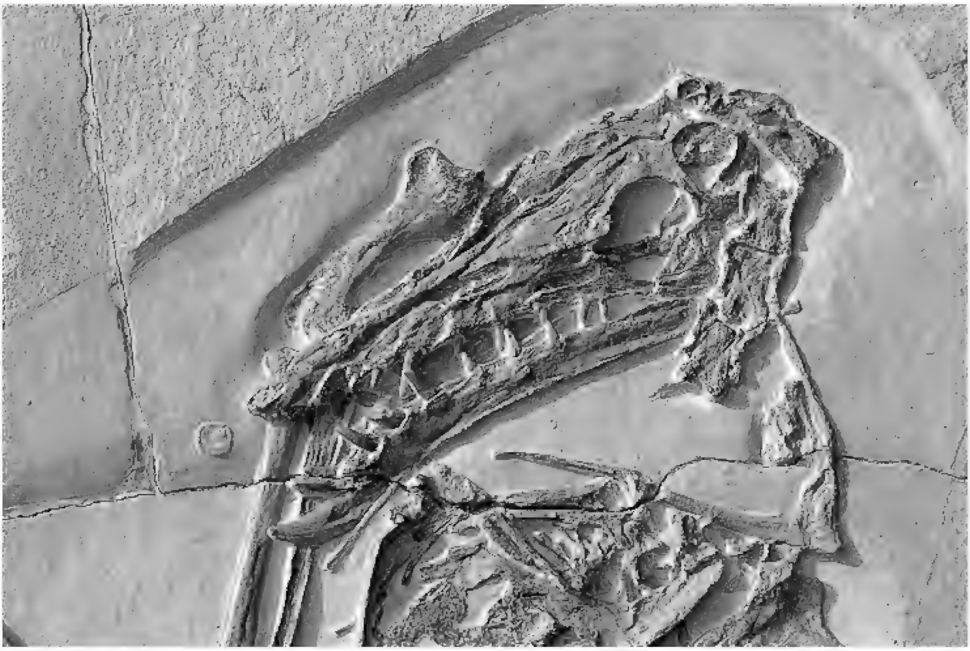


Abb. 1. *Ornithella* cf. *pentagonalis* (BRONN) vor dem Schädel des Flugsauriers *Rhamphorhynchus longiceps* SMITH-WOODWARD aus dem Nusplinger Plattenkalk. Nusplinger Steinbruch, Schicht G (nach Gesteinsausbildung). GPIT, o. Nr. (Original zu PLIENINGER 1907, Taf. 16). – Unmaßstäblich.

taliphoria sp. und „*Rhynchonella*" sp. bestimmt (BARTHEL 1978; FRICKHINGER 1994, 1999). Jüngst wurden allerdings auch einige oberjurassische Plattenkalk-Vorkommen bekannt, in denen Brachiopoden vergleichsweise häufig vorkommen, so etwa im Plattenkalk von Brunn in Ostbayern (RÖPER et al. 1996) oder in der untertithonischen Hienheim-Formation der Südlichen Frankenalb (RÖPER & ROTHGAENGER 1998).

Die Brachiopoden aus dem Nusplinger Plattenkalk wurden bislang nicht bearbeitet. Ihr gelegentliches Vorkommen wurde aber bereits von O. FRAAS (1855) und QUENSTEDT (1857) erwähnt. Beide kannten von dort nur einen glattschaligen Vertreter der Terebratuliden. SCHWEIZER (1994) sprach dagegen gar vom Vorkommen von Schalenpflastern aus Brachiopoden im Nusplinger Plattenkalk. Hierbei handelt es sich jedoch um eine fehlinterpretierte Angabe TEMMLER's (1964). Dieser erwähnte eine Brachiopoden-führende Bank im Liegenden des Nusplinger Plattenkalks, also in der Liegenden Bankkalk-Formation bzw. in verschwammten Äquivalenten davon.

Bei den aktuellen Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums wurden bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt (Frühjahr 2000) insgesamt 27 Brachiopoden geborgen. Zwei weitere Stücke wurden bei der Tübinger Grabung im Jahr 1962 im Nusplinger Steinbruch gefunden (Tab. 1). An Altfunden lag uns lediglich ein einzelnes Exemplar vor, das sich auf einer Platte zusammen mit einem fast vollständigen Flugsaurier-Skelett befand (Abb. 1). Sämtliche Brachiopoden-Funde stammen aus der Westerberg-Wanne, in der sich auch die beiden Grabungsstellen des Stuttgarter Na-

Tabelle 1. Untersuchte Brachiopoden aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Brachiopoden	Slg. SMNS			Slg. GPIT	Summe
	ganze Schalen	Dorsalklappen	Ventralklappen	Einzelklappen	
Ornithella cf. *pentagonalis*	17	1	4	1	23
Cheirothyris fleuriausa		1			1
Torquirhynchia speciosa			1		1
Lacunosella sp.			3	1	4
Gesamtzahl					29

turkundemuseums befinden (vgl. Dietl et al. 1998). Der Nusplinger Plattenkalk der Großer-Kirchbühl-Wanne lieferte dagegen bis jetzt keinerlei Brachiopoden, obwohl er steil an ein präexistentes Schwamm-Mikroben-Riff angelagert ist.

Beim Nusplinger Plattenkalk handelt es sich um laminierte Ablagerungen in lagunenartigen Wannenstrukturen, die wenigstens 80 Meter tief zwischen älteren Schwamm-Mikrobenriffen eingesenkt sind. Die Lebensbedingungen in diesem Ablagerungsraum waren für Brachiopoden augenscheinlich nicht geeignet. Benthonische Organismen, die auf einen Hartgrund angewiesen sind, wie die meisten artikulaten Brachiopoden, Mollusken und Schwämme, konnten sich dort aufgrund der zähplastischen Konsistenz des Substrats nicht anheften. Außerdem wurde bei paläoökologischen bzw. mikrofaziellen Analysen festgestellt, daß am Boden der Plattenkalkwannen zeitweise Stagnatbedingungen herrschten (vgl. Bantel et al. 1999). Deswegen finden wir im Plattenkalk, abgesehen von kleinen Austernschälchen, nur selten Reste von benthonischen Organismen.

Abkürzungen im Text

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
v. o.	von oben

Dank

Den Herren M. Rieter und M. Kapitzke (beide SMNS) danken wir für die ausgezeichnete Präparation des untersuchten Materials. Wertvolle Hinweise gab Frau Dr. A. Boullier-Rollet (Besançon). Die Mehrzahl der Fotos fertigte Frau R. Harling (SMNS) an. Darüber hinaus danken wir Herrn Dr. A. Liebau (GPIT) für die Möglichkeit zur Einsicht in ergänzendes Sammlungsmaterial. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projekt DI 680/1) wird für die großzügige Förderung der Grabung im Nusplinger Plattenkalk und deren Auswertung besonders gedankt.

2. Profil und Stratigraphie

Ein Team des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart führt seit 8 Jahren wissenschaftliche Grabungen in zwei Steinbrüchen auf dem Westerberg bei Nusplingen (SW Schwäbische Alb) durch, dem Nusplinger und dem Egesheimer Steinbruch (Dietl et al. 1998; Dietl & Schweigert 1999). Die beiden sich stratigraphisch ergänzenden Profile zeigen eine Wechsellagerung von fein geschichteten Plat-

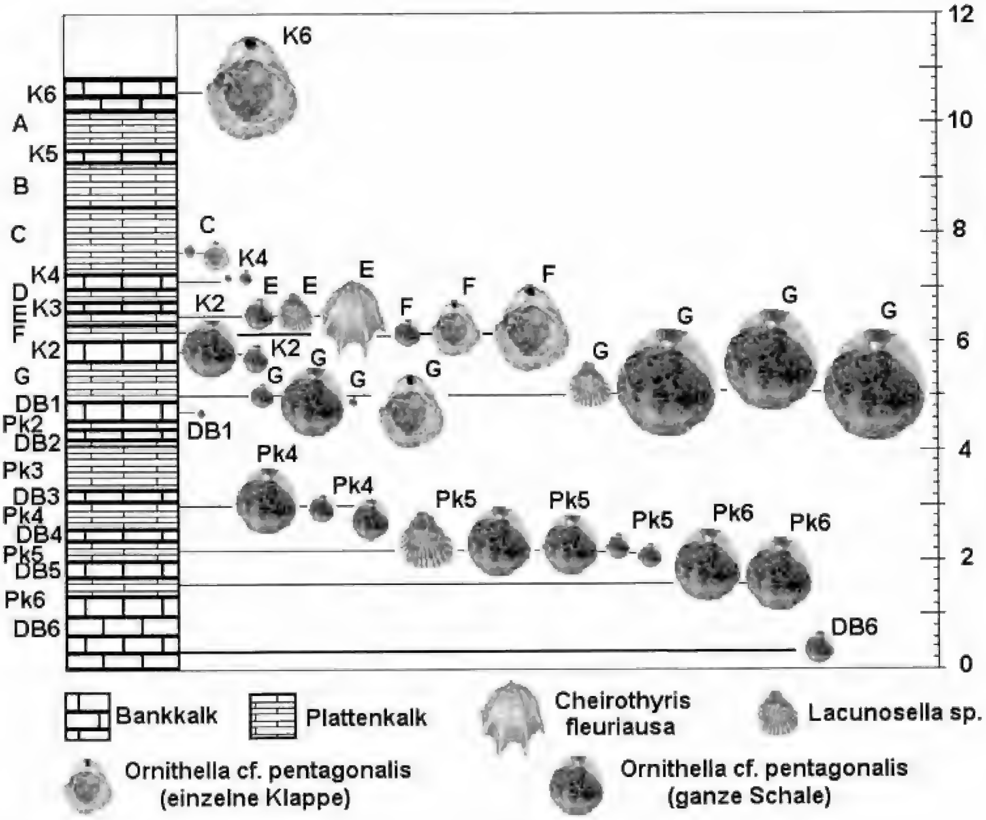


Abb. 2. Verbreitung der Brachiopoden im Profil des Nusplinger Plattenkalks.

tenkalken mit dickeren Kalkbänken. In den Plattenkalken sind die Fossilien in der Regel sehr gut erhalten. Die Kalkbänke wurden hauptsächlich mikrofaziell untersucht (Schweigert 1998a; Bantel et al. 1999). Die darin enthaltenen Fossilien bestehen hauptsächlich aus fein zerriebenem Detritus. Aus diesem Grund stammen die vollständigen Brachiopoden-Schalen und Einzelklappen fast ausschließlich aus der Plattenkalk-Fazies.

Von den insgesamt 29 Brachiopoden des Nusplinger Plattenkalks stammen 4 Rhynchonelliden und 15 Terebratuliden aus dem Profil des Nusplinger Steinbruchs, eine Rhynchonellide und neun Terebratuliden aus dem Profil des Egesheimer Steinbruchs (Abb. 2). Innerhalb der Terebratuliden wurden zwei Gattungen mit jeweils einer Art nachgewiesen. *Ornithella* cf. *pentagonalis* kommt vom untersten Plattenkalkpaket Pk6 des Egesheimer Steinbruchs bis zur Schicht C des Nusplinger Steinbruchs vor. Ein einzelnes Exemplar des Terebratuliden *Cheirothyris fleuriausa* stammt aus der Schicht E im Profil des Nusplinger Steinbruchs. Die Exemplare aus dem Egesheimer Steinbruch sind gewöhnlich etwas kleiner; die größten Terebratuliden wurden im höheren Teil der Schicht G des Nusplinger Steinbruchs und darüber gefunden.

Der Nusplinger Plattenkalk wird nach seiner Ammonitenfauna in das Ober-Kimmeridgium (Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone) gestellt (Schweigert 1998b). Altersgleiche Riffgesteine aus der unmittelbaren Umgebung der Plattenkalk-Vorkommen, die den ursprünglichen Lebensort der im Plattenkalk überlieferten Brachiopoden darstellen, sind erosiv entfernt und können daher kein Vergleichsmaterial mehr liefern. Wir müssen uns deswegen mit ergänzendem unverdrücktem Material aus ungefähr gleichaltrigen Sedimenten in derselben paläogeographischen Region behelfen.

Zum Vergleich kommt vor allem Material aus der Korallenfazies der östlichen Schwäbischen Alb (Ulmense-Subzone, *zio-wepferi-* bis *hoelderi*-Horizont) und aus der biodetritischen „Nollhof-Fazies“ (Ulmense-Subzone, *hoelderi-* bis *rebouletianum*-Horizont) der südwestlichen Schwäbischen Alb in Frage. Autochthone Brachiopoden kommen darüber hinaus auch im Verzahnungsbereich von Schwammriffen mit der Liegenden Bankkalk-Formation (Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont) vor, den wir als Unterlager des Nusplinger Plattenkalks antreffen.

3. Erhaltung und Einbettung

Das vorliegende Material aus dem Nusplinger Plattenkalk besteht aus 17 vollständigen Schalen, 11 Einzelklappen (7 Ventral- und 2 Dorsalklappen) und einem Abdruck, ferner einigen Schalenresten in Dünnschliffen von Turbiditbänken. Fast alle Schalen und Einzelklappen im Plattenkalk sind schichtparallel eingebettet, wobei bei doppelklappigen Gehäusen die Ventralklappe, bei Einzelklappen die konvex gewölbte Seite nach unten weist. Bei den leichten, dünnschaligen und rundlichen Formen ist diese Lage verständlich und zeigt so das Fehlen nennenswerter Bodenströmungen am Grund der Plattenkalk-Wanne an (RICHTER 1942). Andere einseitig gewölbte Fossilien im Plattenkalk wie Aptychen zeigen dieselbe Einbettungslage (JANICKE 1969).

Durch den Auflastdruck bei der Kompaktion des Sediments wurden die doppelklappigen Brachiopoden-Gehäuse in den Plattenkalken deformiert. Während die Außenseite der Schalen besser standgehalten hat, sind sie in der Mitte oder in der Nähe des Vorderrands eingedrückt und zerbrochen. Dabei wurden auch innere Skelettelemente, wie Schloßteile und das Armgerüst, beschädigt oder zerstört. Einzelklappen selbst sind dagegen fast unbeschädigt, da sie vor der Diagenese mit Kalkschlamm ausgefüllt wurden. In den Bankkalken sind die Schalen unverdrückt (Abb. 8).

Fünf Exemplare zeigen deutliche Bißspuren eines unbekannten Räubers. Die Beschädigung betrifft in der Regel den Schalenvorderrand, einmal auch die Seite. Nach ZIEGLER (1998) besitzen heutige Brachiopoden nur wenige Freßfeinde, darunter vor allem Seeigel. Dies beruht auf den im Weichkörper eingelagerten toxischen Substanzen. Seeigel gehören allerdings ebenso wie die Brachiopoden zum Benthos und somit nicht zur autochthonen Fauna der Plattenkalk-Fazies (GRAWE-BAUMEISTER et al. 2000). Entweder wurden die Schalen vor dem Transport angebissen oder der Räuber muß die Brachiopoden in den umgebenden Flachwasserarealen aufgenommen und dann in der angrenzenden Plattenkalk-Lagune wieder fallengelassen haben. Dafür kommen nur Nektonten, wie z.B. Fische oder Nautiliden, in Frage.

Einige der terebratuliden Brachiopodenschalen weisen diagenetische Schalenumwandlungen in Gestalt von Silifikationsringen auf (vgl. QUENSTEDT 1871; ZIEGLER 1998). Eine sternförmige Bildung auf der Innenseite einer Klappe dürfte ebenfalls auf diagenetische Prozesse zurückzuführen sein. Silifizierung kommt auch bei vielen anderen ursprünglich kalzitischen Resten im Nusplinger Plattenkalk vor, wie beispielsweise bei *Saccocoma*-Skelettelementen (Bantel et al. 1999).

Die Liegende Bankkalk-Formation lieferte sehr gut erhaltenes Vergleichsmaterial an Brachiopoden. Die Riff-Fazies von nahegelegenen Massenkalken enthält zwar ebenfalls körperlich erhaltene Brachiopoden, doch sind diese diagenetisch in der Regel so stark umkristallisiert, daß das Armgerüst nicht erhalten ist. Hervorragendes Vergleichsmaterial lieferte außerdem die Korallenriff-Fazies der Ostalb (Gerstetten, Nattheim). Dort konnten die Brachiopoden mit Hilfe von verdünnter Salzsäure aus dem umgebenden Gestein herausgelöst werden und zeigen dann alle äußeren und inneren Skelettelemente (Abb. 6).

4. Beschreibungsgrundlagen der Brachiopoden

Mit unserem Material vergleichbare Terebratuliden und Rhynchonelliden aus dem Oberjura Süddeutschlands wurden nur selten beschrieben oder abgebildet, der größte Teil davon bereits von Quenstedt (1851, 1857, 1866, 1871, 1885). Im Gegensatz zum benachbarten französischen Jura fehlen in Süddeutschland moderne systematische Arbeiten, abgesehen von einer Bearbeitung der Terebratuliden des tieferen Oberjuras (Westphal 1970). Die meisten Autoren bestimmten die Brachiopoden lediglich in offener Nomenklatur, insbesondere solche aus der Plattenkalk-Fazies (s. o.).

Viele Bestimmungsmerkmale von Brachiopoden beruhen auf dem Bau des Armgerüsts, welches im Fall der zerdrückten Nusplinger Terebratuliden nur schwer rekonstruierbar ist.

Bei einem Exemplar liegt eine Dorsalklappe in der Weise mit der Innenseite nach oben in der Ventralklappe, daß einige innere Skelettelemente sichtbar sind (Taf. 2, Fig. 1). Dort sind ein medianes Septum und ein Bruchstück von zwei Stützplatten, die mit der Klappe verwachsen sind, erkennbar. Bei einem weiteren Exemplar liegt nur eine Ventralklappe vor, deren Innenseite freiliegt. Bei diesem sind die Schloßzähne sichtbar. Muskelabdrücke konnten nicht festgestellt werden. Zwei vermutlich juvenile Exemplare fanden sich darüber hinaus in Gesteinsdünnschliffen (Bantel et al. 1999). Bei einem davon liegt ein senkrechter Schnitt durch das Medianseptum vor, das in der Mitte mit der Dorsalklappe verwachsen ist. Bei dem anderen liegt ein Querschnitt vor, der zwei Cruralplatten zeigt (Abb. 4b).

Die Terebratuliden-Gattung *Cheirothyris* ist bereits aufgrund ihrer unverwechselbaren äußeren Morphologie eindeutig identifizierbar. Bei den mit Säure herausgeätzten verkieselten Vergleichsstücken aus den Korallenkalken von Gerstetten und Nattheim können sogar die inneren Merkmale wie das Armgerüst beobachtet werden (s. u.).

5. Systematik

5.1 Terebratulida

Ordnung Terebratulida WAAGEN, 1883
Unterordnung Terebratellidina MUIR-WOOD, 1955
Überfamilie Zeilleriacea ALLAN, 1940
Familie Zeilleriidae ALLAN, 1940

Gattung *Ornithella* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1884

Typusart: *Terebratula ornithocephala* J. SOWERBY, 1815.

Diagnose. – Schale klein bis mittelgroß, länglich-oval bis pentagonal, bikonvex; Querprofil ligat oder strangulat, vordere Kommissur rectimarginat. Wirbelbereich suberect bis incurved, Schnabel klein, kurz und gerundet. Stielloch in permesothyridider Position; Medianseptum kann die Hälfte der Schalenlänge erreichen; Armgerüst mit langer Schleife. Die hängenden Stützplatten weichen teilweise leicht von der Ventralklappe ab, sind leicht wellenförmig und bilden ein seichtes V-förmiges Septalium. Der Schnabel ist mit Kallus gefüllt. Die Adduktoren-Eindrücke sind linsenförmig und schließen mit dem Mittelseptum einen spitzen Winkel ein. Die konvergierenden Dentalplatten sind kurz und gebogen.

Ornithella cf. *pentagonalis* (BRONN mskr. *in*: MANDELSLOH, 1841)

Taf. 1, Fig. 1–5, Taf. 2, Fig. 1–3; Abb. 4–5

1836 [*Terebratula* indet.]. – MANDELSLOH, S. 204.
*1841 *Terebratula pentagonalis* BR. – MANDELSLOH, S. 568.
1848 *Terebratula pentagonalis* BR. i. litt. – BRONN, S. 1245.
1851 *Terebratula pentagonalis*. – QUENSTEDT, S. 468.
1855 *Terebratula pentagonalis* BR. – FRAAS, S. 82.
1857 *Terebratula pentagonalis*. – QUENSTEDT, S. 746, Taf. 91, Fig. 1–4.
1857 Biplicate Terebratel. – QUENSTEDT, S. 801 [Nusplingen].
1866 *Terebratula pentagonalis*. – QUENSTEDT, S. 559.
1871 *Terebratula pentagonalis*. – QUENSTEDT, S. 335, Taf. 46, Fig. 84–89.
1919 *Zeilleria (Microthyris) pentagonalis* H. G. BRONN. – ROLLIER, S. 320.
1981 *Loboidothyris* spec. ? – FRICKHINGER, Abb. 65–67, S. 68.
1991 „*Zeilleria*“ cf. *pentagonalis* (BRONN – QUENSTEDT). – ROMAN et al., S. 23, Taf. 1, Fig. 2–6.
1995 „*Terebratula*“. – RÖPER & ROTHGAENGER, Taf. 2, Fig. 1.
1999 *Zeilleria pentagonalis* (MAND.). – BRUGGER, Taf. 1, Fig. 11.

Neotypus: Original zu *Terebratula pentagonalis* BRONN *in*: QUENSTEDT (1871, Taf. 46, Fig. 88), Zementmergel-Formation, Ehingen/Donau, Baden-Württemberg, SW-Deutschland. Designiert hierin.

Bemerkungen. – Nach QUENSTEDT (1871) fand v. MANDELSLOH diese Form erstmals im „Portland“ (Weißer Jura zeta) von Ehingen (vgl. MANDELSLOH 1836). Sie wurde von BRONN aufgrund ihres fünfseitigen Umrisses benannt (MANDELSLOH 1841). Bei dem von QUENSTEDT (1871, Taf. 46, Fig. 88) abgebildeten Exemplar von *Terebratula pentagonalis* BRONN, dessen Fundort mit dem „Weissen Jura epsilon“ von Ehingen/Donau angegeben wurde, handelt es sich aufgrund der faziellen Verzahnung von QUENSTEDTschem „Weißjura zeta“ und „Weißjura epsilon“ um einen Topotypus. Dieser wird hier zum Neotypus designiert, da kein Syntypus mehr nachzuweisen ist. ROLLIER (1919) bezog sich auf Stücke von der Fundstelle Hohrain bei Sigmaringen, die von QUENSTEDT (1857: Taf. 91, Fig. 1–4) abgebildet worden waren. Diese stellen jedoch keine Topotypen dar; sie sind allerdings gleichaltrig.

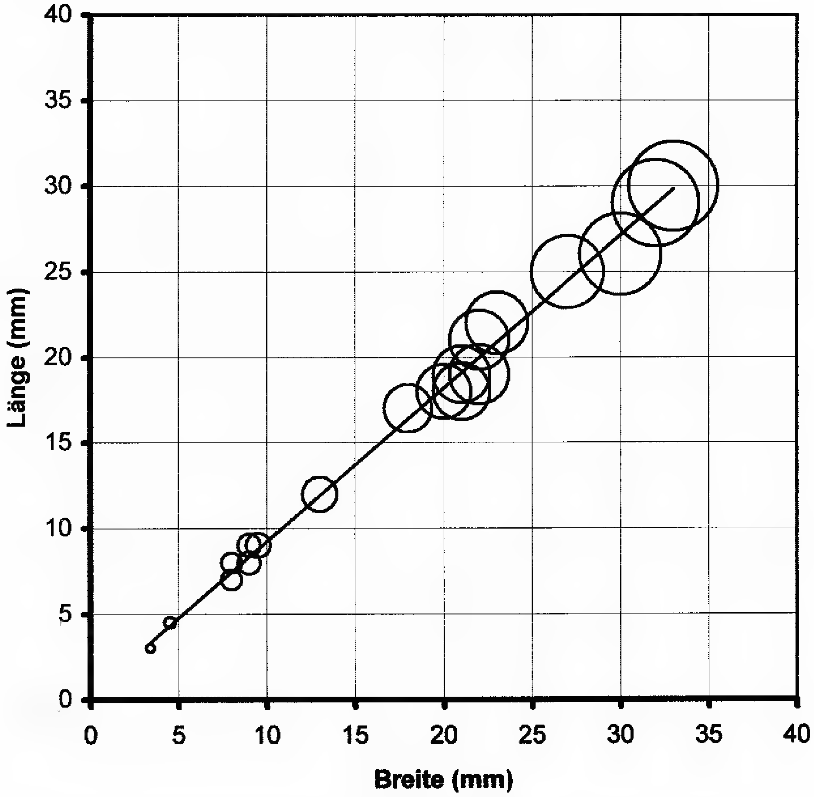


Abb. 3. Längen-/Breitenverhältnisse und Schalengrößen (Kreisdurchmesser) von *Ornithella* cf. *pentagonalis* (Bronn) aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Material: 23 Exemplare (9 juvenile, 16 adulte) aus dem Nusplinger Plattenkalk (vgl. Abb. 2), Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Die Art ist auch noch im basalen Tithonium (Hangende Bankkalk-Formation) Südwestdeutschlands verbreitet.

Diagnose. – Glatte Schale, bikonvex, endopunctat, gerundet-pentagonaler Umriß; mit Medianseptum, das die halbe Schalenlänge erreicht; Armgerüst mit langer Schleife.

Beschreibung. – Die Schalen sind bis 33 mm lang und bis 30 mm breit. Die Klappen sind kalzitisch, wobei meistens nur die sekundäre Schalenschicht erhalten ist; sehr selten und unvollständig hingegen vermutlich auch noch Reste der poraten primären Schalenschicht. Der Schloßrand ist wesentlich kürzer als die Breite der Schale und gebogen. Der Habitus der Schale ist bei juvenilen Exemplaren gerundet, bei ausgewachsenen rund oder subtriangular bis nahezu pentagonal, gelegentlich auch oval. Nach den gemessenen Höhen-/Breitenverhältnissen der Schale, die zwischen 1,0 und 1,17 variieren, gehören jedoch alle Stücke eindeutig zu derselben Art (Abb. 3). In denselben Schichten kommen sowohl juvenile Exemplare als auch ausgewachsene Stücke vor. Das Schalen-Querprofil ist bikonvex, die Kommissur vermutlich rectimarginat. Aufgrund der mangelhaften Erhaltung ist hierüber eine genauere Aussage nicht möglich.

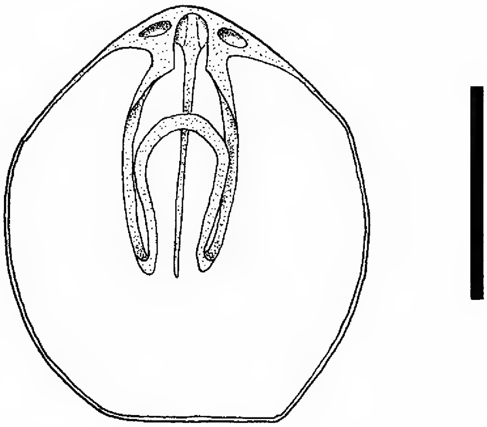


Abb. 4. Rekonstruktion des Armgerüstes von *Ornithella* cf. *pentagonalis* (BRONN). – Maßstab ca. 1 cm.

Die Umrißform der Ventralklappe ist bei juvenilen Stücken zunächst rund bis subtriangular, bei adulten schließlich mehr oder weniger pentagonal. Die Seitenfelder sind schwach geneigt. Der Wirbelbereich ist schmal und gut abgesetzt. Der Wirbelwinkel ist spitz bis stumpf und schwankt zwischen 70° und 120°. Der Wirbel ist stark umgeschlagen und überragt den Wirbel der Dorsalklappe. Die Seitenfelder des Wirbels sind stark nach innen gebogen. Die schlecht erhaltene Area ist vermutlich anaklin. Die Stielöffnung ist als rundes Foramen ausgebildet und gehört zum transapikalen Typ (an der Spitze des Wirbels). Bei der Ventralklappe ist kein Sinus nachweisbar.

Der Umriß der schwach konvex gekrümmten Dorsalklappe ist rund. Die Seitenfelder sind sehr schwach geneigt. Der Wirbelbereich ist schmal und kaum abgesetzt. Die Area ist nicht sichtbar. Ein Notothyrium oder Chilidium ist nicht nachweisbar. Die Dorsalklappe weist keinen erkennbaren Wulst auf.

Die Schalenskulptur besteht lediglich aus schwachen, aber regelmäßigen Zuwachslinien. Eine Berippung oder Verfaltung fehlt völlig. Bei sieben der Nusplinger Exemplare kann man die Poren der Schale beobachten. Die Mikroskulptur der Schale ist endopunctat. Die Poren stehen regelmäßig und sehr dicht nebeneinander.

Die inneren Skelettelemente der Schale bestehen aus Medianseptum, Cruralplatten, Zahnplatten, Zähnen und Zahngruben (siehe Rekonstruktion auf Abb. 4). Bei einem Exemplar (Taf. 2, Fig. 1) sind auf der Ventralklappe die Schloßzähne sichtbar. Sie sind klein, abgerundet und überragen die Klappenoberfläche um etwa 1 mm. Außerdem ist andeutungsweise eine Zahnplatte erkennbar. Bei einem Stück besitzt die Dorsalplatte gerundete Schloßgruben, eine bis zur Hälfte der Klappe reichende Anwachsnaht der Medianplatte sowie den Rest einer abgebrochenen, 6 mm langen Schloß- oder Cruralplatte. Das Medianseptum besitzt im seinem gesamten Längsverlauf dieselbe Dicke. Bei einem der juvenilen Exemplare in einem Dünnschliff beobachteten wir ein Medianseptum, dessen Länge ein Drittel der Gesamtlänge der Klappe beträgt und das an seinem Vorderende mit der Klappe verwachsen ist (Abb. 5b). Andere, adulte Exemplare zeigen noch längere Septen, welche fast die Hälfte der Klappenlänge erreichen. Die Schleife ist lang und dünn (Abb. 5a). Dies läßt vermuten, daß diese Art ein ancylopegmates, terebratellides Armgerüst besaß.

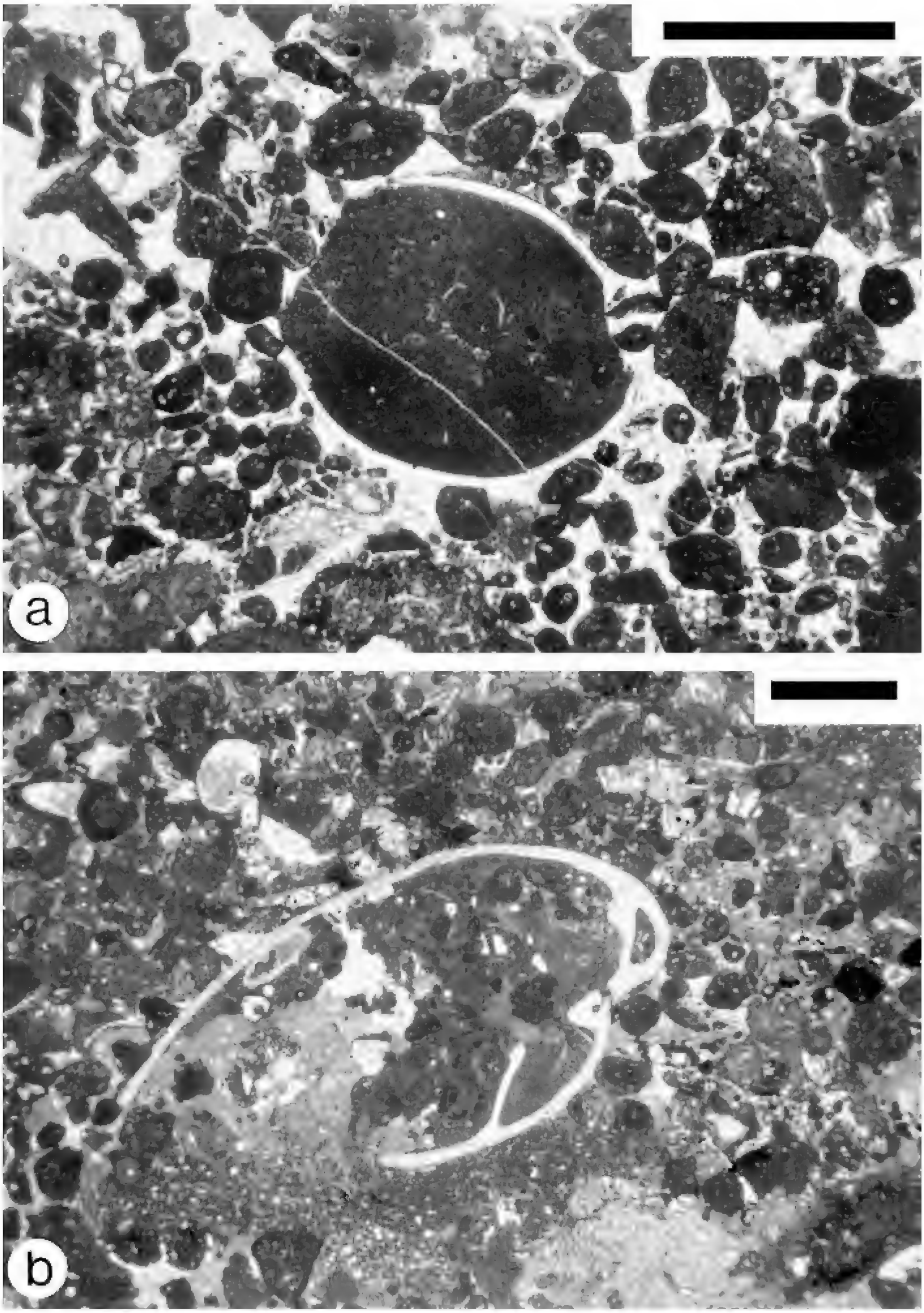


Abb. 5. *Ornithella* cf. *pentagonalis* (Bronn) in Dünnschliffen des Nusplinger Plattenkalks.
a: Egesheimer Steinbruch Schicht DB 1, SMNS Inv.-Nr. 64134;
b: Nusplinger Steinbruch, Schicht K4, SMNS Inv.-Nr. 64133/1. – Maßstab 2 mm.

Vergleiche und Bemerkungen. – Die Bestimmung wurde in mehreren Schritten vorgenommen. Die Artbestimmung basierte in erster Linie auf dem süddeutschen Material, das durch die Untersuchungen von QUENSTEDT (1857) zur Verfügung stand. Bei den aus Nusplingen vorliegenden Stücken ist das Armgerüst nur unvollkommen erhalten, so daß die Zuordnung zur Art *Ornithella pentagonalis* mit einem gewissen Vorbehalt vorgenommen wurde. Daran schloß sich die Bestimmung der Familien- und Gattungszugehörigkeit an.

Aufgrund des kurzen und gebogenen Schloßrands und des terebratelliden Armgerüsts mit aufsteigendem Ast ist die Zuordnung zur Unterordnung Terebratellidina gesichert. Nach den Beobachtungen von TKHORZHEVSKIY (1993) kann auch die Struktur des Septums als Bestimmungselement herangezogen werden (Abb. 5b). Danach gehört die vorliegende Form zu den Familien Dallinidae oder Zeilleriidae. Die Existenz eines Medianseptums in der Dorsalklappe und die lange Schleife schränkt die Zuordnung auf die Familie Zeilleriidae ALLAN, 1940 weiter ein. Innerhalb der Zeilleriidae kamen zum Vergleich die folgenden Gattungen in Frage: *Ornithella*, *Zeilleria*, *Zeillerina*, *Aulacothyris* und *Rugitela*. Alle bekannten, oben genannten Merkmale unserer Stücke stimmen mit der Gattung *Ornithella* überein. Die von ROLLIER (1919) für die Art *pentagonalis* vorgeschlagene Untergattung *Microthyris* gehört laut MUIR-WOOD et al. (1965) ebenfalls zur Gattung *Ornithella*.

Die gerundete Form, das Vorhandensein eines Medianseptums und die Form des Armgerüsts lassen auch einen Vergleich mit der Gattung *Aulacothyris* zu. Bei *Aulacothyris* besitzt die Schale eine subdreieckige konkav-konvexe bis plan-konvexe Form, und das Medianseptum weist im Wirbelbereich eine Verdickung auf. Der Vorderrand ist bei *Aulacothyris* sulcat und nicht rectimarginat. Von der Gattung *Zeilleria* unterscheiden sich unsere Exemplare in ihrem strangulaten bis bilobaten oder quadrilobaten Querprofil und einer sulcaten Kommissur. Außerdem besitzt *Zeilleria* nur ein sehr kurzes Medianseptum. Von der Gattung *Zeillerina* unterscheidet sich das vorliegende Material bereits durch die Umrißform. *Zeillerina* besitzt einen plan-konvexen Umriß, woraus eine uniplicate Kommissur resultiert. Von der Gattung *Rugitela* unterscheidet sich die vorliegende Form durch ihr Querprofil. *Rugitela* ist plan-konvex und besitzt eine ligate oder bilobate Form mit entsprechenden Falten, die bei unserem Material fehlen. Der allgemeine Habitus und das Armgerüst von *Tiaretithyris rectimarginata* TCHOUMATCHENKO und *T. tiaretensis* TCHOUMATCHENKO ähneln hingegen unserem Material. Bei *Ornithella pentagonalis* ist allerdings das Medianseptum länger und nach der Hälfte der Schalenhöhe wieder mit der Klappe verwachsen. Außerdem weisen die Vertreter der Gattung *Tiaretithyris* einen sulcaten Vorderrand auf, was wir weder bei unseren Nusplinger Exemplaren noch bei dem Vergleichsmaterial beobachten konnten.

Unterfamilie Cheirothyrothyrinae ALLAN, 1940

Gattung *Cheirothyris* ROLLIER, 1919

Typusart: *Terebratula fleuriausa* D'ORBIGNY, 1850.

Diagnose. – Bikonvex, mit vier scharfen Rippen auf jeder Klappe, mit einem Medianseptum und einer langen Schleife, die in Richtung der Kommissur und wieder zurück zum Schloßrand verläuft.

Cheirothyris fleuriausa (d'Orbigny, 1850)

Abb. 6–7

? non 1797 *Terebratula* sp. – Deshayes *in*: Bruguière et al., S. 151, Taf. 246, Fig. 5a-c.
non 1820 *Terebratulites trigonellus*. – Schlotheim, S. 271, Nr. 37.
1832 *Terebratula aculeata* Catullo. - Zieten, S. 58, Taf. 43, Fig. 3.
1834 *Terebratula Trigonella*. - Buch, S. 83 pars, Taf. 1, Fig. 8.
1837 *Terebratula trigonella* . – Bronn, S. 298 pars, Taf. 18, Fig. 7.
*1850 *Terebratella Fleuriausa*. – d'Orbigny, S. 25, Nr. 398.
1851 *Terebratula trigonella*. – Quenstedt, S. 465 f., Taf. 37, Fig. 29–30
1858 *Terebratula trigonella*. – Quenstedt, S. 745, Taf. 90, Fig. 29–30.
1866 *Terebratula trigonella*. – Quenstedt, S. 556, Taf. 47, Fig. 29–30.
1871 *Terebratula trigonella*. – Quenstedt, S. 282–284, Taf. 45, Fig. 1–12.
1874 *Terebratula (Waldheimia) trigonella* Schloth. – Brauns, S. 366 f., Taf. 3, Fig. 10–12.
1878 *Terebratula trigonella* Schloth. – Struckmann, S. 32 f., Nr. 69, Taf. 1, Fig. 5.
1885 *Terebratula trigonella*. – Quenstedt, S. 709, Taf. 54, Fig. 51–52.
1913 *Terebratula trigonella* Schloth. spec. – Schöndorf, S. 115 f., Taf. 3, Fig. 7.
1919 *Zeilleria (Cheirothyris) Fleuriausa* d'Orb. - Rollier, S. 338.
1960 *Cheirothyris fleuriausa*. – Licharev et al. *in*: Saritscheva, S. 300, Taf. 74, Fig. 15.
1964 *Cheirothyris fleuriausa*. – Makridin, S. 320, Taf. 20, Fig. 7–8, Taf. 25, Fig. 14–16.
1964 *Cheirothyris britaensis*. – Makridin, S. 322, Taf. 25, Fig. 13.
1965 *Cheirothyris fleuriausa*. – Muir-Wood et al., S. H823 f., Fig. 701.1–3, 705.2
1965 *Cheirothyris fleuriausa* (d'Orbigny). – Rudwick, Fig. 2, 4, 5, 6e, 7.
1977 *Cheirothyris trigonella* (Schlotheim). – Ziegler, Taf. 11, Fig. 3.
1998 *Cheirothyris*. – Lauxmann et al., Abb. 10.20.
1999 *Cheirothyris fleuriausa* (d'Orbigny). – Sulser, S. 217, Abb. S. 217.
1999 *Cheirothyris fleuriausa*. – Dietl & Schweigert, Abb. 39.

Material: 1 Dorsalklappe aus dem Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht E (unten); Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Vergleichsmaterial: 65 Exemplare von verschiedenen Lokalitäten der Schwäbischen Alb (Bolheim bei Heidenheim, Dischingen, Gerstetten, Heldenfingen, Nattheim, Zähringen, Ulm-Örlingen, Sotzenhausen; Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone).

Artgeschichte. – Die erste Nennung (Bruguière 1791) und daran anschließende Abbildung (Deshayes 1797) einer morphologisch leicht identifizierbaren Terebratuliden mit vier scharfen Rippen wurde in dem französischen Standardwerk „Encyclopédique et Méthodique …“ veröffentlicht. Alter und Herkunft des abgebildeten Exemplars war zwar nicht angegeben, aber nach ihrer äußeren Erscheinung ähnelt es eher der triassischen Form, die später von Schlotheim (1820) als *Terebratulites trigonellus* benannt wurde. Catullo (1827) gab derselben Form aus dem alpinen Muschelkalk den Namen *Terebratula aculeata*, der deswegen ein jüngeres Synonym darstellt. Erste Exemplare aus dem schwäbischen Oberjura finden wir bei Zieten (1832) unter dem Namen *Terebratula aculeata* Catullo. Erst d'Orbigny (1850) trennte die oberjurassischen, scharfrippigen Terebrateln unter der Bezeichnung *Terebratella Fleuriausa* von der triassischen Art ab.

Diagnose. – Bikonvex, mit vier scharfen Rippen auf jeder Klappe; mit einem dorsalen Medianseptum, dessen Länge ein Drittel der Klappe erreicht; sehr lange „behaarte“ Schleife mit zum Schloßrand aufsteigendem Lauf und einem konvexen Bogen um das Medianseptum herum.

Beschreibung. – Die kalzitisch erhaltene, hochovale bis pentagonale Schale ist bikonvex und besitzt eine Länge von bis 33 mm sowie eine Breite von maximal 26 mm. Der Schloßrand ist lang und reicht von der Hälfte bis fast zum Vorderrand

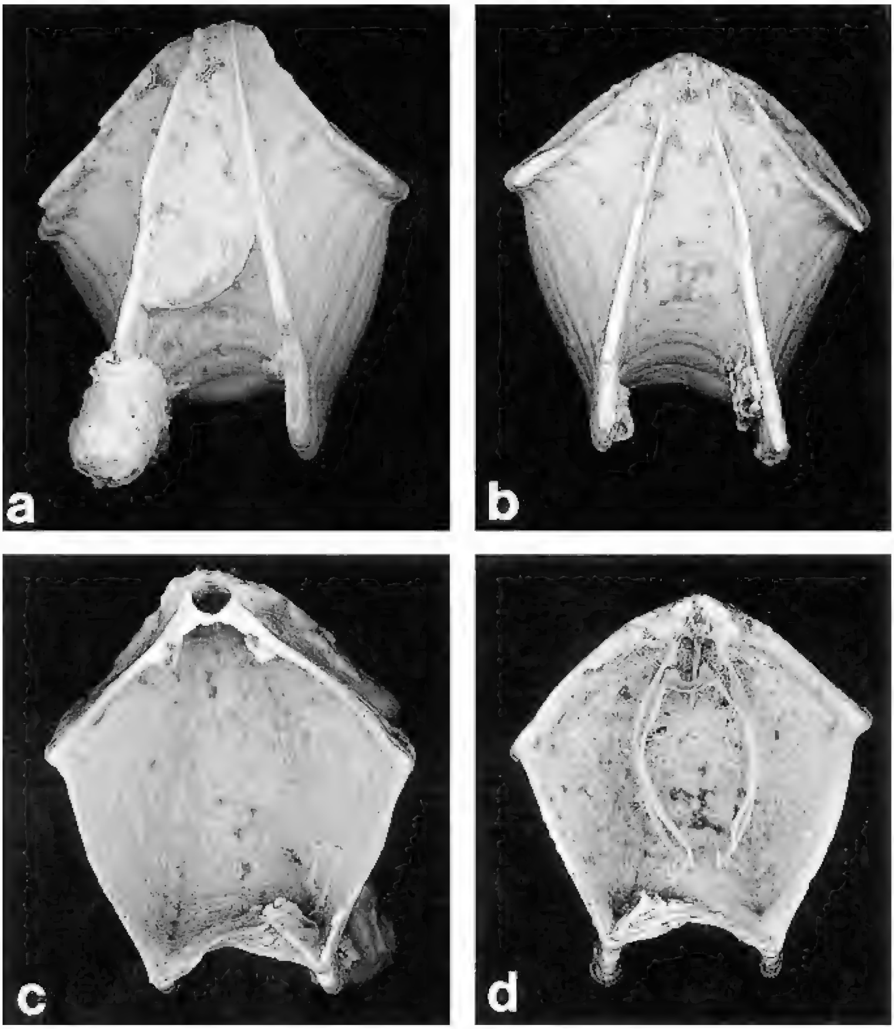


Abb. 6. *Cheirothyris fleuriausa* (d’Orbigny). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; Korallenkalk der Zementmergel-Formation, Gerstetten.
a: Außenansicht der Ventralklappe; b: Außenansicht der Dorsalklappe; c: Innenansicht der Ventralklappe; d: Innenansicht der Dorsalklappe. SMNS Inv.-Nr. 64128. – x2.

der Schale. Die Seitenfelder des Schloßrands stehen senkrecht auf den Klappen. Der Vorderrand zeigt ein metacarinates Querprofil. Die Kommissur ist rectimarginat. Eine Zunge ist nicht vorhanden.

Die Ventralklappe ist hochoval bis pentagonal und konvex. Ihr Wirbelbereich ist schmal bis mittelbreit und etwas abgesetzt. Der Wirbelwinkel beträgt meistens zwischen 75° und 89° (selten 45°–107°). Der Wirbel ist etwas gebogen, und das runde bis längliche, mesothyridide Foramen liegt senkrecht zum Schloßrand. Die Klappe besitzt keine Ohren. Die Area ist orthoclin. Die Deltidialplatten sind getrennt.

Die Dorsalklappe ist konvex und besitzt einen pentagonalen Umriß. Der Wirbel-

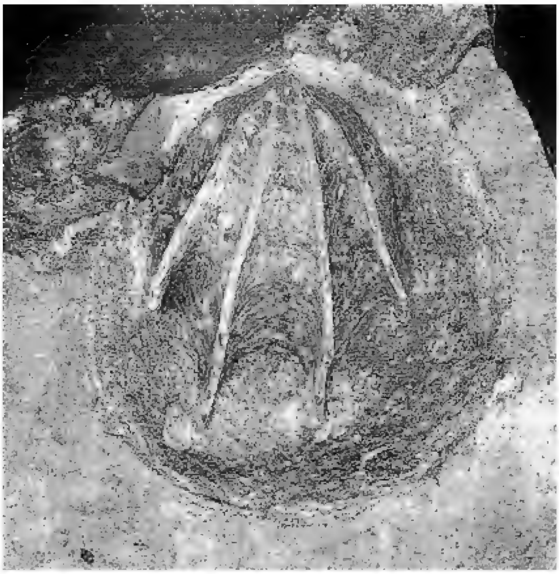


Abb. 7. *Cheirothyris fleuriausa* (D'ORBIGNY). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht E (unten); SMNS Inv.-Nr. 63745. – x2.

bereich ist nicht abgesetzt. Die Klappe weist weder eine deutliche Area noch einen Wulst auf (Abb. 6 d).

Die Makroskulptur der Schale besteht aus starken, regelmäßigen und sehr dichten Zuwachslinien (Abb. 6a-b). Dies läßt vermuten, daß es sich um langlebige Individuen mit sehr langsamem Wachstum handelt. Außerdem trägt jede Klappe vier sehr hohe, dünne oder etwas stärkere Rippen, die spornartig verlängert sind. Beim untersuchten Material wurde eine maximale Rippenhöhe von 10 mm und eine Rippenlänge außerhalb der vorderen Kommissur bis 15 mm gemessen.

Als Mikroskulptur konnten Poren festgestellt werden. Sie stehen ziemlich regelmäßig und dicht beieinander. Der Aufbau der Schale ist endopunctat.

Das Armgerüst weist einen ancylopegmat-terebratuliden Bau auf und besteht aus einer Schleife und dem Medianseptum. Die Schleife besitzt die typische Zeilleriiden-Form. Sie beschreibt von den dorsalen Stützplatten ausgehend einen Bogen nach unten bis zu 80 % der Klappenlänge (Abb. 6d). Dann biegt sie in ventrale Richtung um und steigt anschließend wieder in einem Bogen empor. Oben verläuft sie in einen breiten Bogen um das dorsale Medianseptum herum. Das Medianseptum erreicht etwa 1/3 der Länge der Dorsalklappe. Die Schleife ist dicht mit spitzen Nadeln bewachsen. Die Auswüchse der herabhängenden Stützplatten sind sehr kurz und konvergieren. Das Septalium ist seicht.

Vergleiche. – Die gleichfalls oberjurassische *Trigonella pectunculus* (SCHLOTHEIM) unterscheidet sich von *Cheirothyris fleuriausa* durch den Besitz von bis zu 7 oder sogar noch mehr Rippen und eine breitovale Umrißform. *Pentactinella quinquecostata* (QUENSTEDT) aus der Obertrias von St. Cassian besitzt im Vergleich zu *Cheirothyris fleuriausa* 5 Rippen, die außerdem nicht so scharf sind, sondern eher Falten darstellen (vgl. DAGYS 1974). Diese Art steht dadurch *Trigonellina trigonella* nahe.

Zu der aus dem Oxfordium beschriebenen *Cheirothyris britaensis* MAKRIDIN, 1964 besteht kein wesentlicher morphologischer Unterschied, so daß wir diese Art als Synonym von *Cheirothyris fleuriausa* betrachten.

Bemerkungen. – Bei Brachiopoden existieren bemerkenswerte Fälle von Homöomorphie, wie z.B. zwischen den *Tetractinella trigonella* (Mittel- bis Obertrias), *Cheirothyropsis pseudotrigonella* (Mitteljura) und der oberjurassischen *Cheirothyris fleuriausa* (vgl. RUDWICK 1965). Die triassische Art *Tetractinella trigonella* (SCHLOTHEIM) besitzt ein spiraliges Armgerüst und gehört daher zu den Athyriden (DAGYS 1974). Die mitteljurassische Art *Cheirothyropsis pseudotrigonella* (TRAUTSCHOLD) ist hingegen aufgrund ihres aus einer kleinen Schleife bestehenden Armgerüstes zu den Terebratuloideen (Terebratulidae, Dictyothyrinae) zu stellen. Die oberjurassische Art *Cheirothyris fleuriausa* (D'ORBIGNY) gehört zwar ebenfalls zu den Terebratuliden, aber zur Überfamilie Zeilleriacea (Zeilleriidae, Cheirothyrinae). Ihr Armgerüst besteht aus einer langen Schleife mit daran anschließender Rückschleife.

5.2 Rhynchonellida

Ordnung Rhynchonellida KUHN, 1949
Überfamilie Rhychonellacea GRAY, 1848
Familie Wellerellidae LIKHAREV *in* RZHONSNITSKAYA, 1956
Unterfamilie Lacunosellinae SMIRNOVA, 1963

Gattung *Lacunosella* WISNIEWSKA, 1932

Lacunosella sp.
Taf. 2, Fig. 4

? 1858 *Terebratula lacunosa dichotoma*. – QUENSTEDT, S. 633, Taf. 78, Fig. 17.
1981 „*Rhynchonella*" spec. ? – FRICKHINGER, S. 68, Abb. 70.
1995 „*Rhynchonella*". – RÖPER & ROTHGAENGER, Taf. 2, Fig. 2.

Material: 4 Klappen, Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Kurzbeschreibung. – Die beiden vorliegenden Klappen sind klein, von gerundet dreieckigem Umriß und besitzen für dieses Größenstadium bemerkenswert grobe, gerundete Rippen, die bereits kurz hinter dem Wirbelbereich einsetzen. Mindestens eine bis zwei etwas stärkere Wachstumslinien sind jeweils erkennbar. Die Klappen sind so stark verdrückt, daß eine Untersuchung der inneren Skelettelemente nicht möglich ist.

Eine nähere Bestimmung ist aufgrund der schlechten Erhaltung und wenig geeignetem Vergleichsmaterial bisher ausgeschlossen.

Familie Rhynchonellidae GRAY , 1948
Unterfamilie Cyclothyridinae MAKRIDIN, 1955

Gattung *Torquirhynchia* CHILDS, 1969

Typusart: *Terebratula inconstans* SOWERBY, 1821.

Diagnose. Die Schale ist groß, bikonvex, asymmetrisch, mit groben, einfachen Rippen. Septalplatten sind reduziert oder fehlen. Ein Medianseptum ist schwach entwickelt, Cruren sind radulifer.

Torquirhynchia speciosa (MÜNSTER, 1839)

Abb. 8

* 1839 *Terebratula inconstans speciosa.* – MÜNSTER, Taf. 13, Fig. 6.
1871 *Terebratula trilobata inconstans.* – QUENSTEDT, S. 140, Taf. 40, Fig. 44.
1871 *Terebratula inconstans.* – QUENSTEDT, S. 140, Taf. 40, Fig. 45.
1913 *Terebratula Asteriana* (D'ORBIGNY). – JACOB et FALLOT, Taf. 5, Fig. 7–8.
1969 *Terebratula speciosa* (MÜNSTER). – CHILDS, S. 105–107, Taf. 11, Fig. 1–3, Abb. 37. – [Weitere Synonymie]

Lectotypus: Original zu MÜNSTER 1839, Taf. 13, Fig. 6; designiert von CHILDS 1969.

Material. – 1 Klappe, Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Diagnose. Die Schale ist mittelgroß, kugelig, hat einen gut entwickelten Schnabel (klein oder stark) und eine Interarea. Die Klappen besitzen jeweils 25–36 einfache, winklige Rippen. Die Schale ist asymmetrisch sowohl bei Vorderansicht als auch bei Dorsal- oder Ventralansicht: links oder rechts vom Sinus erweitert sich die Schale in Form eines Seitenlappens.

Kurzbeschreibung. – Die Ventralklappe ist konvex, 40 mm breit und 30 mm hoch. Sie besitzt über 34 spitzeckige Rippen. Neue Rippen entstehen durch Dichotomie. Die Schale ist asymmetrisch: rechts vom Sinus erweitert sich die Schale in Form eines Seitenlappens, der gegenüber der linken Seite vertikal in Ventralrichtung verdreht ist.

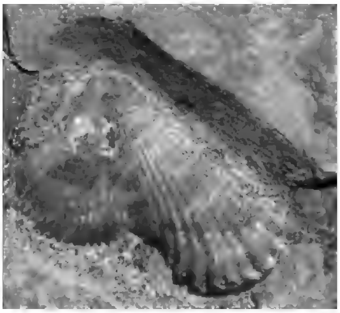


Abb. 8 *Torquirhynchia speciosa* (MÜNSTER). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone; Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht K1; SMNS Inv.-Nr. 64336. – x1.

6. Ausblick

Die Beschreibung der Brachiopoden aus dem Nusplinger Plattenkalk und damit verglichener Stücke aus Ablagerungen ähnlicher Altersstellung vervollständigt die Kenntnisse über oberjurassische Armfüßer, ihre Erhaltung und die Mikroskulptur ihrer Schale. Bereits die Untersuchung dieser wenigen Taxa verdeutlicht den geringen Kenntnisstand über die zudem oft revisionsbedürftigen oberjurassischen Brachiopoden in Süddeutschland.

7. Literatur

Bantel, G., Schweigert, G., Nose, M. & Schulz, H.-M. (1999): Mikrofazies, Mikro- und Nannofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **279**: 1–55, 12 Taf., 5 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Barthel, K. W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 S., 64+16 Taf., 50 Abb., 2 Tab.; Thun (Ott).

Bernier, P. (1985): Cerin. Une lagune tropicale au temps des dinosaures. 136 S., zahlr. Abb.; Lyon (Muséum de Lyon).

Brauns, D. (1874): Der obere Jura im nordwestlichen Deutschland von der oberen Grenze der Ornatenschichten bis zur Wealdbildung, mit besonderer Berücksichtigung seiner Molluskenfauna. 434 S., 3 Taf., 3 Tab.; Braunschweig (Vieweg).

Bronn, H. G. (1837): Lethaea Geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. Erster Band, das Übergangs- bis Oolithen-Gebirge enthaltend. 544 S., 48 Taf., 2 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart). – [2. Auflage]

– (1848): Handbuch einer Geschichte der Natur. Dritter Band. Erste Abteilung. Zweite Hälfte. III. Teil: Organisches Leben (Fortsetzung). Index palaeontologicus oder Übersicht des bis jetzt bekannten fossilen Organismen. A. Nomenclator palaeontologicus, in alphabetischer Ordnung, N–Z. 1382 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Brugger, F.-H. (1999): Ökomorphologische Variationen oberjurassischer Brachiopodenassoziationen Süddeutschlands. – Berliner geowiss. Abh., E, **29**: 1–111, 1 Taf., 91 Abb.; Berlin.

Bruguière, M. (1791): Contenant l'Helminthologie, ou les Vers Infusoires, les Vers Intestins, les Vers Mollusques, etc. – *In*: Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature. Dix-neuvième Partie, 344 S.; Paris (Panckoucke).

Buch L. v. (1834): Über Terebrateln, mit einem Versuch, sie zu classificieren und zu beschreiben. – Abh. königl. Akad. Wiss., 124 S., 3 Taf.; Berlin.

Catullo, T. A. (1827): Saggio di zoologia fossile. 348 S., 8 Taf.; Padova.

Childs, A. (1969): Upper jurassic Rhynchonellid Brachiopods from Northwestern Europe. – Bull. British Mus. (Natur. Hist.), **6**, 119 S., 12 Taf., 40 Abb.; London.

Dagys, A. S. (1974): Triasovye brachiopody (morfologija, sistema, filogenija, stratigrafičeskoe značenie i biogeografija). – Trudy Inst. Geol. Geofiz. Novosibirsk, 214: 1–386, 49 Taf., 171 Abb.; Novosibirsk. – [Russisch]

Deshayes, P. G. (1797): Vers Testacées, à Coquilles Bivalves. – *In*: Tableau Encyclopedique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature. Dix-neuvième Partie, **18**, Taf. 190–286; Paris (Agasse).

Dietl, G. & Schweigert, G. (1999): Nusplinger Plattenkalk. Eine tropische Lagune der Jura-Zeit. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **45**: 1–63, 59 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde, B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

Fraas, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

Frickhinger, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 332 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**. 190 S., 288+21 Abb.; Korb (Goldschneck).

Grawe-Baumeister, J., Schweigert, G. & Dietl, G. (2000): Echiniden aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **286**: 1–39, 5 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

Jacob, Ch. & Fallot, P. (1913): Étude sur les Rhynchonelles Porlandiennes néocomiennes et mésocrétacies les sud-est de la France. – Mém. Soc. paléont. Suisse, 39, 151 S., 12 Taf.; Genève.

Janicke, V. (1969): Untersuchungen über den Biotop der Solnhofener Plattenkalke. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **9**: 117–181, 5 Taf., 21 Abb.; München.

Lauxmann, U., Schweigert, G. & Kapitzke, M. (1998): Die Schwamm- und Korallenkalke der Schwäbischen Alb. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Zwischen Schwarzwald und Ries. Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, **2**, 117–128, 21 Abb.; München (Pfeil).

Makridin, V. P. (1964): Brachiopody jurskich otloženij Russkoj Platformy i nekotorych priležaščich k nej oblastej [Brachiopoden des Juras der Russischen Plattform und einiger benachbarter Gebiete]. 395 S., 25 Taf., 123 Abb., 3 Tab.; Moskva (Nedra). – [Russisch]

Mandelsloh, F. v. (1836): [Brief an Dr. H. G. Bronn, Urach, 20. Jänner 1836]. – N. Jb. Miner., Geogn., Geol., Petrefakten-Kde., **1836**: 568–569; Stuttgart.

– (1841): [Brief an Dr. H. G. Bronn, Ulm 26. Juni 1841]. – N. Jb. Miner., Geogn., Geol., Petrefaktenkde., **1841**: 568–569; Stuttgart.

Muir-Wood, H.-M., Stehli, F. G., Elliott, G. F. & Hatai, K. (1965): Terebratulida. – *In*: Moore, C. R. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. 728–864, 153 Abb.; Lawrence & New York (Geol. Soc. of America & Univ. of Kansas Press).

Münster, G. v. (1839): Bemerkungen über den weissen Kalk und dessen Versteinerungen bei Kelheim. (Oberer Coral rag.). – Beitr. Petrefactenk., Heft 1: 112–117, 1 Taf.; Bayreuth.

Orbigny, A. de (1850): Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques & rayonnés faisant suite au cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques, **2**. 427 S.; Paris (Masson).

Plieninger, F. (1907): Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. – Palaeontographica, **53**: 209–314, 6 Taf.; Stuttgart.

Quenstedt, F. A. (1851–1852): Handbuch der Petrefaktenkunde. 1. Aufl. 792 S., 62 Taf.; Tübingen (Laupp).

– (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1865–1877): Handbuch der Petrefaktenkunde. 2. Aufl. 982 S., 86 Taf., 185 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1868–1871): Die Brachiopoden. 748 S., 61 Taf.; Leipzig (Fues).

– (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl. 1239 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

Richter, R. v. (1942): Die Einkippungsregel. – Senckenbergiana, **25**: 181–206, 1 Abb.; Frankfurt a. M.

Rollier, L. (1919): Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques celto-souabes. 4. Partie (Zeillérides – Répertoires). – Mém. Soc. paléont. Suisse, **44**/2, 422 S.; Genève.

Roman, J., Vadet, A. & Boullier, A. (1991): Echinoides et Brachiopodes de la Limite Jurassique-Crétacé à Canjuers (Var, Grance). – Rev. Paléobiol., **10**/1: 21–27, 1 Taf.; Genève.

Röper, M. & Rothgaenger, M. (1995): Eine neue Fossillagerstätte in den ostbayerischen Oberjura-Plattenkalken bei Brunn/Oberpfalz – Erster Forschungsbericht. – Jber. Mitt. Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 33–46, 4 Taf., 1 Abb.; München.

– (1998): Die Plattenkalke von Hienheim (Landkreis Kelheim). Echinodermen-Biotope im südfränkischen Jura. 110 S., 8 Taf., 167 Abb.; Eichendorf (Eichendorf Verlag).

Röper, M., Rothgaenger, M. & Rothgaenger, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 120+6 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

Rudwick, M. J. S. (1965): Adaptive homoeomorphy in the brachiopods *Tetractinella* Bittner and *Cheirothyris* Rollier. – Paläont. Z., **39**: 134–146, 8 Abb.; Stuttgart.

Saričeva, T. G. (1960): Brachiopodi. – *In*: Saričeva, T. G. (Hrsg.): Osnowi paleontologii. Msanki, Brachiopodi. S. 115–343, 75 Taf., 482 Abb.; Moskwa (Akademija Nauk SSSR). – [Russisch]

Schöndorf, F. (1913): Über einige Terebrateln des Oberen Jura von Hannover. Vortrag, gehalten zu Hannover in der Sitzung des Niedersächsischen geologischen Vereins am 14. Dezember 1912. – Jber. Niedersächs. geol. Ver., **5**: 105–118, 1 Taf.; Hannover.

Schweigert, G. (1998): Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **262**: 1–47, 7 Abb., 10 Taf., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998b]

SCHWEIZER, V. (1994), unter Mitarbeit von FRANZ, M., MÜLLER, S. & MÜNZING, K.: Geol. Karte 1:25000 Baden-Württemberg, Erläuterungen zu Bl. 7918 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

SULSER, H. (1999): Die fossilen Brachiopoden der Schweiz und der angrenzenden Gebiete Juragebirge und Alpen. 315 S., zahlr. Abb.; Zürich (Paläont. Institut und Museum der Universität).

TCHOUMATCHENCO, P. (1986): *Tiaretithyris* gen. n. (Dallinidae, Brachiopoda) du Jurassique supérieur des environs de la ville de Tiaret (Algérie du Nord). – Geologica Balcanica, **16**/6: 113–121, 1 Taf., 7 Abb.; Sofia.

TEMMLER, H. (1964): Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. geol.-paläont. Inst. TH Stuttgart, N. F., **43**: 1–106, 24 Taf., 18 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

TKHORZHEVSKIY, E. S. (1993): New data about structural elements of cardinalium and brachidium of Jurassic Terebratulida. – *In*: PÁLFY, J. & VÖRÖS, A. (Hrsg.): Mesozoic brachiopods of Alpine Europe. – Proc. Reg. Field Symp. Mesozoic Brach. Vörösberény, Hungary, 6–11 September, 1992. S. 151–159, 1 Abb.; Budapest.

WESTPHAL, K. (1970): Die Terebratulidae (Brachiopoda) des tieferen Weißjura der Schwäbischen Alb. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **52**: 33–70, 4 Taf., 20 Abb.; Stuttgart.

ZIETEN, C. H. v. (1832): Die Versteinerungen Württembergs, **8**: 33–64, 24 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

ZIEGLER, B. (1977): The "White" (Upper) Jurassic in Southern Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **26**: 1–79, 11 Taf., 42 Abb.; Stuttgart.

– (1998): Einführung in die Paläobiologie, Spezielle Paläontologie, **3**, Würmer, Arthropoden, Lophophoraten, Echinodermen. IX+666 S., 631 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Geol. Olga Dietl, Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Fig. 1–5. *Ornithella* cf. *pentagonalis* (BRONN). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.- Alle x2.

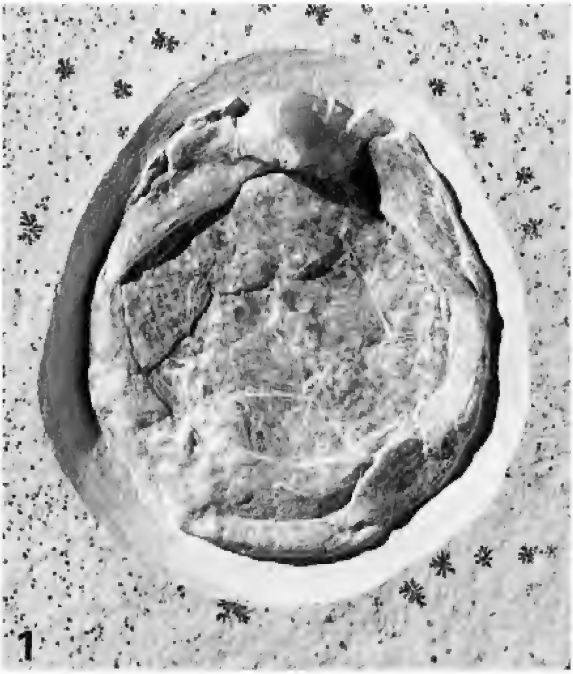
Fig. 1. Exemplar aus Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 0–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63709.

Fig. 2. Exemplar aus Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk4, 10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63712.

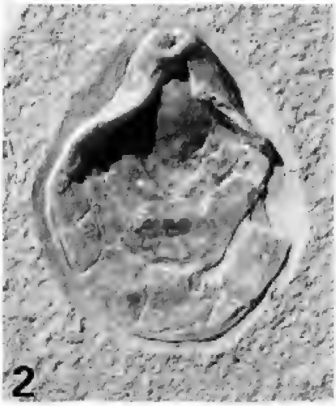
Fig. 3. Exemplar aus Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk4, 45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63247.

Fig. 4. Exemplar aus Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk6, 0–5 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63710.

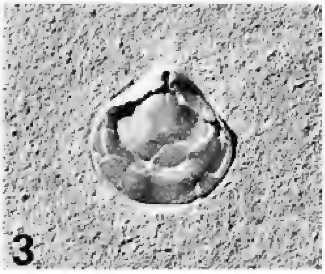
Fig. 5. Exemplar aus Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk6, 10–15 cm v. o.; Schichtunterseite. SMNS Inv.-Nr. 63801.



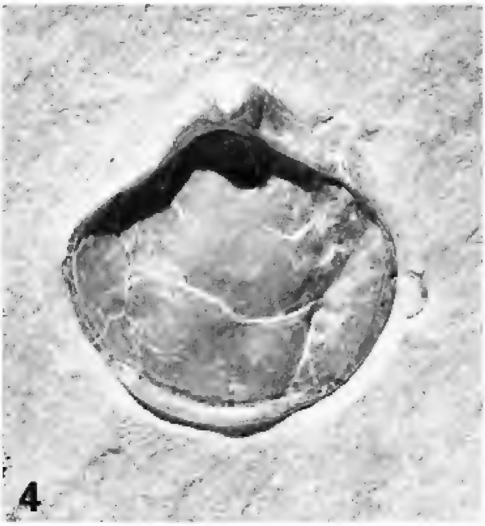
1



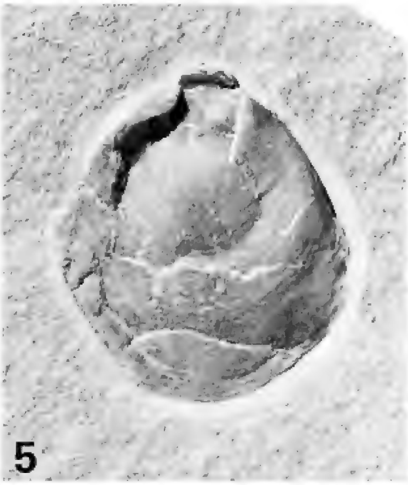
2



3



4



5

Tafel 2

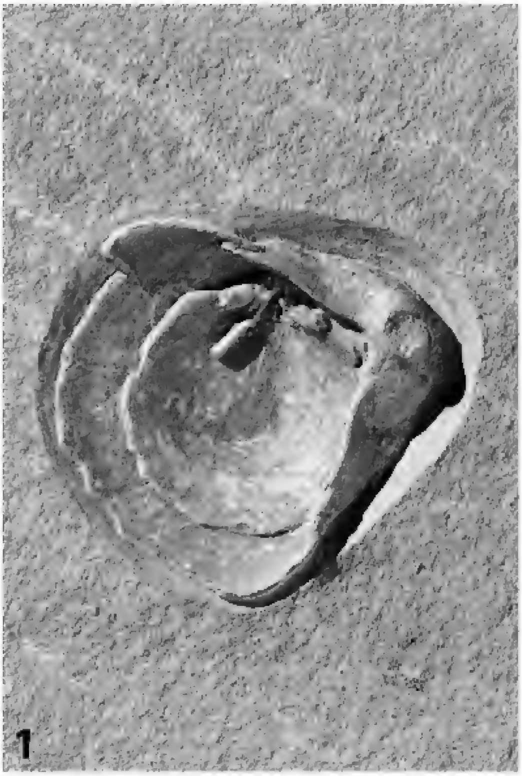
Fig. 1–3. *Ornithella* cf. *pentagonalis* (Bronn). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.- Alle x2.

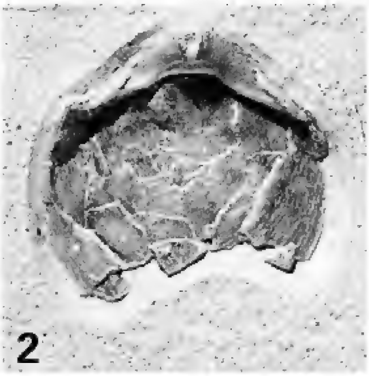
Fig. 1. Exemplar aus Nusplinger Steinbruch, Schicht F; SMNS Inv.-Nr. 63716/1.

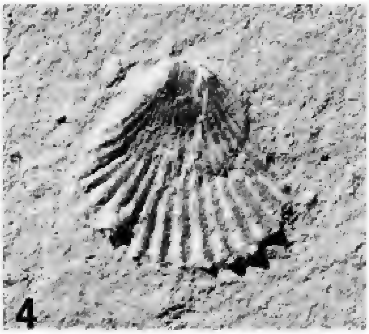
Fig. 2. Exemplar aus Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk5, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63711.

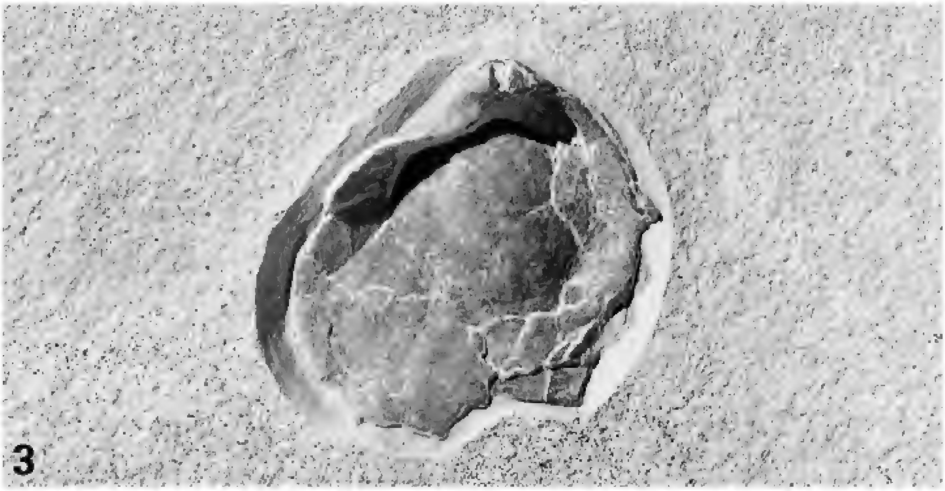
Fig. 3. Exemplar aus Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 50–55 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63715.

Fig. 4. *Lacunosella* sp., Einzelklappe. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63172. – x2.


1


2


4


3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 291	13 S., 6 Abb.	Stuttgart, 29. 9. 2000

Germanonautilus (Nautiloidea) aus dem Unterkarnium der Dolomiten (Obertrias, Italien)

Germanonautilus (Nautiloidea) from the Lower Carnian of the Dolomites (Upper Triassic, Italy)

Von Max Urlichs, Stuttgart

Mit 6 Abbildungen

Summary

The *Germanonautilus* species *G. klipsteini*, *G. cassianus* and *G.*? *breunneri* from the Lower Carnian (Upper Triassic) of the Dolomites (Italy) are revised. Lectotypes of *Germanonautilus klipsteini* and *G. cassianus* are designated. These species show a distinct reduction of sculpture on adult body chambers. The spines gradually decrease in size and distance from each other towards the aperture. The lumen of each spine is divided by a septum. Therefore, the blunt nodes on *Germanonautilus* steinkerns are the bases of the spines.

Zusammenfassung

Die *Germanonautilus*-Arten *G. klipsteini*, *G. cassianus* und *G.*? *breunneri* aus dem Unterkarnium (Obertrias) der Dolomiten (Italien) werden revidiert. Zu *Germanonautilus klipsteini* und *G. cassianus* werden Lectotypen designiert. Diese Arten haben eine deutliche Skulpturreduktion auf der Wohnkammer adulter Exemplare. Die Stacheln werden bei beiden Arten zur Mündung hin immer kleiner und stehen enger. Der Stachelinnenraum ist vom Gehäusehohlraum durch einen Querboden getrennt. Folglich handelt es sich bei den runden, stumpfen Knoten auf *Germanonautilus*-Steinkernen um Sockel von abgefallenen Stacheln.

1. Einleitung

Germanonautilus klipsteini, *G. cassianus* und *G.*? *breunneri* kommen in der Cassian-Formation (Unterkarnium) in der Umgebung von St. Cassian/Dolomiten als große Seltenheiten vor. Von einigen Autoren (Zimmermann 1880: 327; Pia 1930; Kummel 1953: 25; Dzik 1984: 160; Mundlos & Urlichs 1984: 25; Parnes 1986: 38) wurde *Germanonautilus klipsteini* der Gattung *Tainoceras* zugerechnet. Andererseits wurde diese Art von Mojsisovics (1902: 263) sowie Kozur (1972: 394; 1974:

48) zu *Thuringionautilus*, einem Synonym von *Germanonautilus,* gestellt. Neues Material, das zu vorliegender Arbeit anregte, zeigt, daß diese Art zu *Germanonautilus* gehört. Aufgrund der ausgezeichneten Schalenerhaltung von *G. klipsteini* sind Rückschlüsse auf Skulptur und Ontogenie der als Steinkerne überlieferten *Germanonautilus*-Exemplare aus dem Germanischen Muschelkalk möglich.

Dank

Material liehen aus: Dr. A. Liebau (Institut für Geologie u. Paläontologie der Universität Tübingen), Dr. F. Stojaspal (Geologische Bundesanstalt Wien) und Dr. H. Summesberger (Naturhistorisches Museum Wien). Die schwierige Präparation führte A. Lehmkuhl durch. Die Fotos fertigte Frau R. Harling (Stuttgart) an. Dr. G. Bloos sah das Manuskript kritisch durch. Für diese Hilfen bedanke ich mich herzlich.

2. Beschreibung

Die Erläuterung der Abkürzungen von Meßstrecken und ihren Verhältniswerten finden sich bei Mundlos & Urlichs (1984: 8). Aus folgenden Sammlungen wurde Material untersucht:

GBAW = Geologische Bundesanstalt Wien.
IGPT = Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.
NHMW = Naturhistorisches Museum Wien.
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

Gattung *Germanonautilus* Mojsisovics 1902

Typusart: *Germanonautilus bidorsatus* (Schlotheim); designiert von Mojsisovics (1902: 235).

Diagnose. – Siehe Kummel (1953: 28), ergänzt durch Mundlos & Urlichs (1984).

Bemerkungen. – Bereits Mojsisovics (1902: 236) ging auf die Beknotung ein und bemerkte: „Bei einigen Formen treten Marginalknoten auf, was im Hinblick auf die genetischen Relationen als eine atavistische, an *Mojsvaroceras* oder *Temnocheilus* erinnernde Erscheinung aufgefaßt werden kann. Da diese Arten in allen übrigen Merkmalen vollständig mit glattschaligen Repräsentanten [von *Germanonautilus*] übereinstimmen, erscheint es wohl überflüssig, sie unter einer besonderen generischen Bezeichnung abzutrennen.“ Die Marginalknoten fehlen bei der stratigraphisch ältesten Art aus dem Germanischen Unteren Muschelkalk. Sie sind dagegen besonders kräftig bei der stratigraphisch jüngsten aus dem Lettenkeuper ausgebildet. Deshalb handelt es sich um kein atavistisches, sondern um ein progressives Merkmal. Bei allen beknoteten *Germanonautilus*-Arten ist eine deutliche Skulpturreduktion auf der Wohnkammer adulter Exemplare zu beobachten.

Beziehungen (Ergänzung zu Mundlos & Urlichs 1984: 9). – Im Unterschied zu *Germanonautilus* verlaufen die Suturen bei *Tainoceras* auf der Flanke gerade und radial; der Annularlobus fehlt, der Querschnitt ist subquadratisch, und der Nabel ist weiter. *Metacoceras* hat ebenfalls einen subquadratischen Querschnitt, der am Umbilikal- und Marginalrand deutlich gerundet ist. Die Siphonalduten sind bei dieser Gattung schmal, und der Annularlobus fehlt. *Mojsvaroceras* besitzt eine ähnliche Gehäuseform wie *Germanonautilus*, unterscheidet sich aber durch Umbilikalknoten.

Germanonautilus klipsteini (Mojsisovics)

Abb. 1–4

? 1841 *Cyrtocera? linearis.* – Münster *in*: Wissmann & Münster, S. 125, Taf. 14, Fig. 5.
? 1841 *Ammonites? Acis.* – Münster *in*: Wissmann & Münster, S. 139, Taf. 15, Fig. 32. – [Nach Mojsisovics (1873: 14) ident mit *C. linearis*]
? 1869 *Nautilus tertius* Laube. – Laube, S. 58–59, Taf. 36, Fig. 4.
v *1882 *Trematodiscus Klipsteini* E. v. Mojsisovics. – Mojsisovics, S. 271–272, Taf. 89, Fig. 2.
1902 *Thuringionautilus Klipsteini* Mojs. – Mojsisovics, S. 236.
1953 *Tainoceras klipsteini.* – Kummel, S. 25.
1984 *Tainoceras klipsteini* (Mojsisovics). – Dzik, S. 160, 162.
? 1952 *Syringonautilus* cfr. *linearis* Münster. – Leonardi & Polo, S. 7, Taf. 2, Fig. 57–59.
1986 *Tainoceras klipsteini* (Mojsisovics, 1882) var. – Parnes, S. 38, Taf. 6, Fig. 6–8.

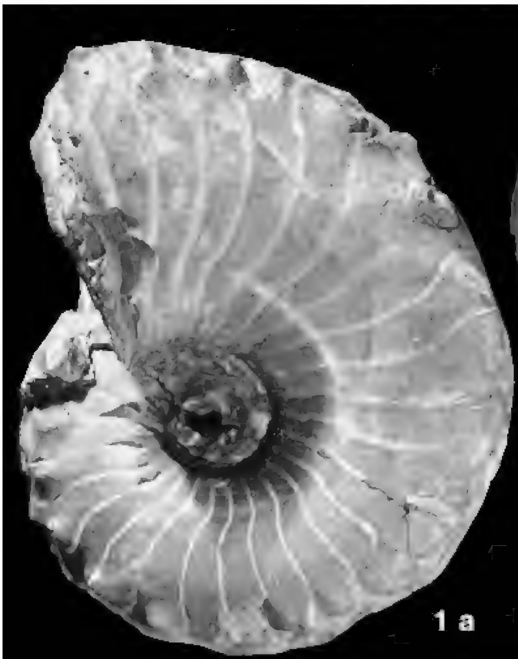
Lectotypus: Mojsisovics (1882: 272) führte mehrere Exemplare an. Das in der Geologischen Bundesanstalt Wien unter 1882/03/317 aufbewahrte Abbildungsoriginal zu Mojsisovics (1882: 271–272, Taf. 89, Fig. 2) wird zum Lectotypus designiert. Die übrigen Syntypen werden vermißt (Mitt. Dr. F. Stojaspal).

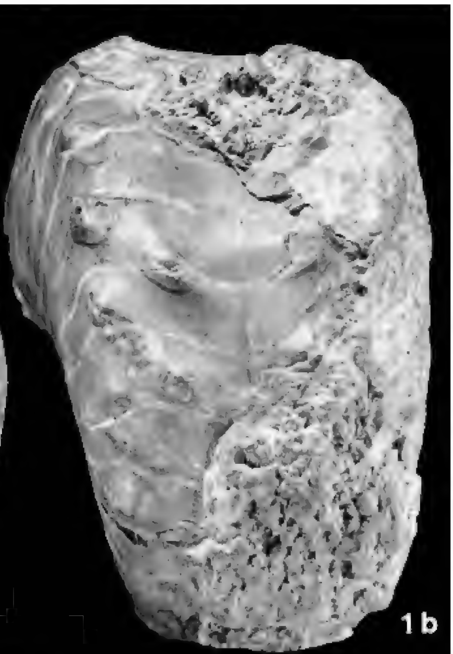
Material: GBAW 1882/03/317; IGPT 1865/1: 1 Ex. „Stuores" bei St. Cassian; NHMW 2 Bruchstücke ohne Nr.; SMNS 75044 von den Ruones-Wiesen bei St. Cassian (Fauna 18b, Urlichs 1994, Abb. 2) und Schalenbruchstücke 75188/1–4 vom Picolbach (Fauna 8–9 und 17), 75189 vom Piz Stuores (Fauna 13) und 75190/1–3 von den Stuoreswiesen bei St. Cassian (Fauna 1b, 16 und 17). Schalenbruchstücke sind nur bestimmbar, wenn sie die charakteristischen Ventral- bzw. Marginalstacheln aufweisen. Die vorliegenden frühontogenetischen Exemplare (SMNS 75192/1–2) sind bruchstückhaft und verkrustet überliefert. Mit ihnen kann zur Kenntnis nichts beigetragen werden.

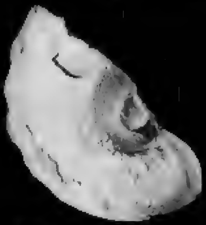
Beschreibung. – Die abgebildete Flankenansicht des Lectotypus ist von Mojsisovics (1882) ohne die vorhandenen Beschädigungen idealisiert wiedergegeben worden. Die andere Flanke ist deformiert und mit Sediment verkrustet. Deshalb wurde die Breite des Phragmokons von Mojsisovics (1882) zu niedrig angegeben und abgebildet. Da der Sipho am Phragmokon-Ende erkennbar ist, wurde die Windungsbreite bei der Vermessung nun nach der vollständig erhaltenen Hälfte spiegelbildlich ergänzt. Auf der letzten halben Phragmokon-Windung sind 10 Marginalknoten vorhanden. Die Ventralknoten sind großenteils mit Sediment verdeckt. Da jedoch jedem Marginalknoten ein Ventralknoten entspricht, sind vermutlich ebenfalls 10 Ventralknoten vorhanden.

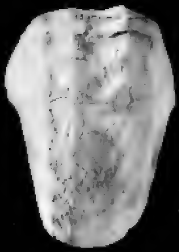
Das Gehäuse ist konvolut; die Nabelweite schwankt zwischen 17,2 % bei dem Jugendexemplar, 18,5 % bei dem Schalenexemplar und 21,2 % bei dem Steinkern. Die Alterslobendrängung tritt zwischen 8,1 cm und 8,5 cm Phragmokon-Durchmesser auf. Schalenreste im Nabelbereich zeigen, daß die Wohnkammer ungefähr einen halben Umgang umfaßte. Der Windungsquerschnitt ist bis zu einem Phragmokon-Durchmesser von 2 cm nahezu rund mit abgeflachter Ventralseite. Ab dieser Größe wird er trapezförmig und breiter als hoch, mit der größten Breite an der Nabelkante. Die Nabelwand setzt an der Naht senkrecht auf, ab der mittleren Höhe weitet sie sich trichterförmig. Auf Steinkernen ist eine schwach ausgeprägte Nabelkante vorhanden, entlang der auf der Flanke eine flache Furche verläuft. Bei Schalenexemplaren ist die Schale am Nabelrand ab 2 cm Phragmokon-Durchmesser zu einer deutlichen Kante verdickt.

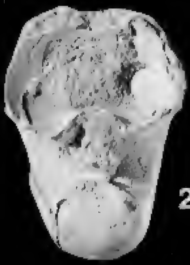
Die Flanke ist flach gewölbt; am abgerundeten Marginalrand ist eine schwache Kante vorhanden. Die breite Ventralseite ist ab etwa 2,5 cm Phragmokon-Durchmesser dreigeteilt. Ihre äußeren Ränder sind flach gewölbt, der mittlere Teil ist deutlich als Ventralfurche abgesetzt und eingesenkt. An den Marginalrändern und bei-

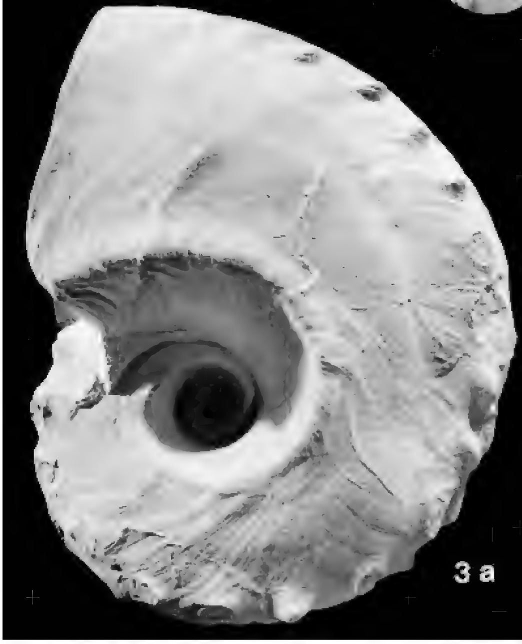

1 a

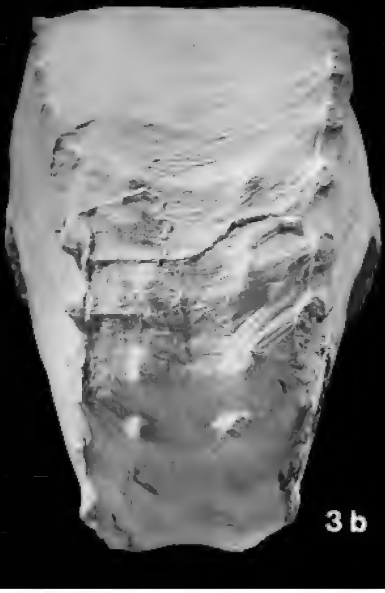

1 b


2 a


2 b


2 c


3 a


3 b

derseits der Ventralfurche ist je eine Stachelreihe vorhanden. Auf den Innenwindungen stehen ab 2 cm Durchmesser etwa 8 kräftig ausgebildete Stacheln pro halbem Umgang. Auf dem 150° umfassenden Wohnkammer-Stumpf des Neufundes (SMNS 75044) sind 10 Marginalstacheln vorhanden, die zur Mündung hin kleiner werden und dichter stehen. Die Zahl der Ventralstacheln ist auf dem Phragmokon die gleiche. Ab dem Wohnkammerbeginn werden sie kleiner und verschwinden nach einem Sektor von 60°. Parallel zu dieser Skulpturreduktion wird die Ventralfurche im ontogenetischen Verlauf flacher, bis am Ende der Wohnkammer die Dreiteilung der Ventralseite nur noch schwach ausgebildet ist.

Die Stacheln sind kräftig, spitz und hohl. Anfangs sind sie rund und werden zum Adultstadium hin in Spiralrichtung allmählich länglich-oval. Diese Stacheln sind durch einen Querboden vom Innenraum des Gehäuses abgetrennt, deshalb sind sie nur bei Schalenerhaltung überliefert. Auf dem Steinkern dagegen sind lediglich die Sockel unterhalb des trennenden Bodens als aufgeblähte, runde Knoten erhalten. Die flachen Knoten auf Steinkernen sind also Skulpturelemente.

Die Anwachsstreifung schwingt von der Naht ausgehend bis zur Nabelkante in einem flachen, nach vorn konkaven Bogen, der provers geneigt ist. An der Umbilikalkante biegt die Anwachsstreifung in einem sehr engen Bogen nach hinten ab und verläuft dann bis knapp zum Marginalrand gerade und stark retrovers mit 45° gegenüber dem Radius geneigt. Zum Marginalrand hin biegt sie wiederum in einem engen Bogen auf die Ventralseite nach hinten ab und geht dort in den flachen, halbkreisförmigen Trichterausschnitt über.

Der Laterallobus verläuft auf der Flanke schwach retrovers in einem flachen, gleichmäßig gerundeten Bogen. Die Sutur biegt am Marginalrand mit einem schwachen Knick nach hinten in den gleichmäßig gerundeten, konkaven, flachen Externlobus um (Abb. 4a). Der Annularlobus ist vorhanden. Der Sipho liegt bei Jugendwindungen anfangs zentral und dann subzentral.

Frühe Jugendwindungen, die unter *„Syringonautilus“ linearis*, *„Ammonites“ acis* und *„Nautilus“ tertius* bekannt sind (WISSMANN & MÜNSTER 1841: 125; LAUBE 1869: 56; LEONARDI & POLO 1952), weisen die gleiche Form der Anwachsstreifung wie postembryonale Jugendwindungen auf. Auch sie besitzen wie andere *Germanonautilus*-Arten folgende Merkmale: Spiralstreifen, Nabellücke, runden Querschnitt und Annularlobus. Der Sipho ist bei ihnen anfangs zentral und geht in subzentral über. Da er bei Jugendexemplaren von *G. klipsteini* ebenfalls subzentral liegt, gehören die Embryonalwindungen wahrscheinlich zu dieser Art. Außerdem sind auf der Ventralfläche eines Jugendexemplars (IGPT 1865/1) noch Spiralstreifen schwach und die Nabellücke deutlich erkennbar (Abb. 3); deshalb ist die Zuordnung dieser frühen Jugendwindungen zu vorliegender Art sehr wahrscheinlich.

Abb. 1. *Germanonautilus klipsteini* (MOJSISOVICS). Lectotypus, a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. Aon-Zone (Unterkarnium); St. Cassian/Dolomiten. GBAW 1882/03/317. – x 1.

Abb. 2. *Germanonautilus klipsteini* (MOJSISOVICS), a: Lateralansicht, b: Ventralansicht, c: Frontalansicht. Aon-Zone (Unterkarnium); Stuoreswiesen bei St. Cassian/Dolomiten. IGPT 1865/1. – x 1.

Abb. 3. *Germanonautilus klipsteini* (MOJSISOVICS), a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. Fauna 18b bei URLICHS (1994, Abb. 2), Aon-Zone (Unterkarnium); Ruoneswiesen bei St. Cassian/Dolomiten. SMNS 75044. – x 0,75.

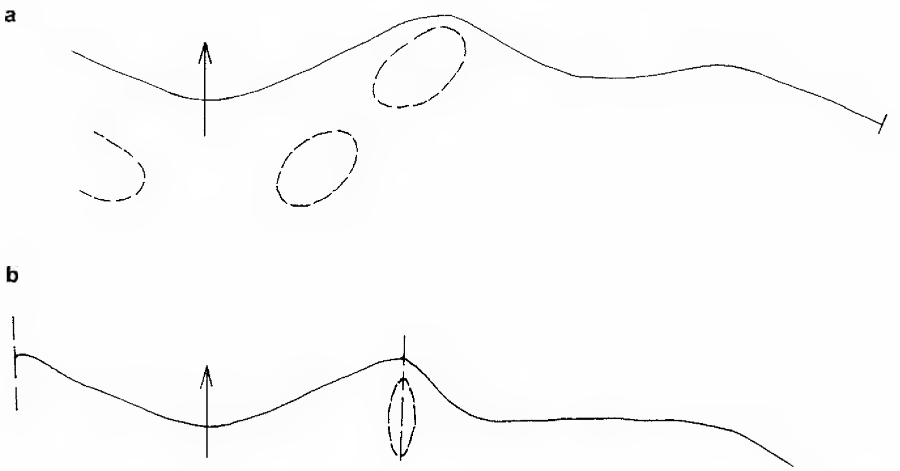


Abb. 4. Externsuturen, a: *Germanonautilus klipsteini* (Mojsisovics). Aon-Zone (Unterkarnium), St. Cassian/Dolomiten. GBAW 1882/03/317 [spiegelbildlich abgebildet, gestrichelt: Knoten]; b: *Germanonautilus cassianus* (Mojsisovics). Aon-Zone (Unterkarnium); St. Cassian/Dolomiten. GBAW 1882/03/314. – x 1,5.

Maße:

	DE (cm)	DK (cm)	Wb (cm)	Wh (cm)	Wb/Wh (%)	N (cm)	NW (%)
GBAW 1882/03/317	8,5	8,5	6,4	4,2	151,1	1,8	21,2
SMNS 75044 (Schalenexemplar)	11,6	8,6	6,0	4,05	149,2	1,6	18,5
IGPT 1865/1 (Schalenexemplar)	3,2	3,2	2,25	1,6	140,0	0,55	17,2

Beziehungen. – *Germanonautilus schloenbachi* und *G. cassianus* unterscheiden sich durch einen schmäleren Querschnitt und das Fehlen der Knotenreihe auf der glatten, flachen Ventralfläche. *G. cassianus* hat zum Unterschied weiterhin einen knapp gerundeten Nabelrand, einen weiter geöffneten Nabeltrichter und einen tiefen, spitz zulaufenden Trichterausschnitt auf der Ventralseite. Außerdem verläuft die Marginalkante über die Marginalstacheln; die Anwachsstreifung auf der Flanke ist stärker retrovers geneigt.

Germanonautilus suevicus aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk hat im Unterschied zu *G. klipsteini* einen weiteren Nabel. Ferner ist bei *G. suevicus* nur die Reihe der flachen, schrägen Marginalknoten vorhanden, und die Ventralfurche ist flacher. Der Trichterausschnitt ist tiefer und spitz zulaufend. Außerdem verlaufen die Anwachsstreifen auf der Flanke schwächer retrovers und gerade.

Bemerkungen. – Bis jetzt waren von vorliegender Art nur Jugendexemplare mit doppelter Knotenreihe bekannt. Deshalb hielten Kummel (1953: 25), Dzik (1984: 160, 162) und Mundlos & Urlichs (1984: 25) *Trematodiscus klipsteini* für ein *Tainoceras*. Auch Mojsisovics (1902: 236) hob die Ähnlichkeit mit *Tainoceras* aufgrund der Beknotung hervor, stellte diese Art jedoch zu *Thuringionautilus*, der nach Mundlos & Urlichs (1984) ein Synonym von *Germanonautilus* ist. Die Wohnkammer des vollständigen Schalenexemplars aus dem Unterkarnium der Dolomiten weist keine Merkmale von *Tainoceras*, sondern die typischen Kennzeichen von *Germanonautilus* auf: einen breiten, trapezförmigen Querschnitt mit zu den Marginalrändern konvergierenden Flanken sowie Umbilikal- und Marginalkanten und eine konkave Ventralfläche. Außerdem ist wie bei *Germanonautilus bidorsatus* und *G. suevicus* eine deutliche Reduktion der Knoten im Verlauf der Ontogenie vorhanden. Somit wird die Zugehörigkeit zu letzterer Gattung bestätigt. *G. klipsteini* ist jedoch die einzige *Germanonautilus*-Art mit zwei Stachelreihen.

Das von Parnes (1986) abgebildete Exemplar stimmt in Nabelweite, Querschnitt und Knotenzahl mit dem Jugendexemplar gleicher Größe von St. Cassian vollständig überein.

Vorkommen: Aon-Zone (Unterkarnium) der Dolomiten und Archelaus-Zone (Oberladinium) vom Makhtesh Ramon/Israel (Parnes 1986: 23). Zusammen mit vorliegender Art tritt in Isreal unter anderem *Clionitites* auf, der bis vor kurzem nur aus dem Karnium bekannt war. Letztere Gattung tritt aber nach Krystyn & Mariolakos (1975) bereits im Oberladinium auf.

Germanonautilus cassianus (Mojsisovics)
Abb. 4–5

v *1882 *Temnocheilus cassianus* E. v. Mojsisovics. – Mojsisovics, S. 268, Taf. 89, Fig. 1.
1902 *Germanonautilus Cassianus*. – Mojsisovics, S. 236.

Lectotypus: Mojsisovics (1882: 268) führte sechs Exemplare auf, designierte aber keinen Holotypus. Das in der Geologischen Bundesanstalt Wien unter 1882/03/314 aufbewahrte Abbildungsoriginal zu Mojsisovics (1882: 268, Taf. 89, Fig. 1) wird zum Lectotypus designiert. Die übrigen Syntypen sind derzeit nicht auffindbar (Mitt. Dr. F. Stojaspal).

Material: GBAW 1882/03/314; NHMW 1886/X/3 von St. Cassian (6 nicht vermeßbare Bruchstücke); SMNS 75191 (1 Schalenbruchstück) vom Picolbach bei St. Cassian (Fauna 8–9 bei Urlichs 1994, Abb. 2). Das Exemplar vom Picolbach ist ein Bruchstück vom Marginalrand, das die für diese Art charakteristischen länglichen Knoten mit einer darüber verlaufenden Kante aufweist.

Beschreibung. – Der abgebildete Syntypus wurde von Mojsisovics (1882) idealisiert wiedergegeben. Vor allem der Nabel ist auf der Abbildung ergänzt. Er war mit Sediment verdeckt und wurde nun (mit Erlaubnis von Dr. F. Stojaspal) freigelegt. Von der Schale samt der Anwachsstreifung sind nur Reste vorhanden. Da Mojsisovics (1882) Details vom Verlauf der Schalenbruchränder auf der Ventralseite abweichend vom tatsächlichen Verlauf wiedergegeben hat, ist die Schale auf der Flanke vermutlich auch idealisiert abgebildet worden; sie war ursprünglich wohl nicht vollständiger erhalten als heute.

Das Gehäuse des Originals zu Mojsisovics (1882) ist mäßig involut. Der Querschnitt ist trapezförmig mit der größten Breite in Nabelnähe, mit steil stehenden, schwach gewölbten Flanken und einer flachen Ventralfläche. Auf frühen Innenwindungen ist der Querschnitt rund und nur unwesentlich breiter als hoch mit der größten Breite an der Nabelkante. Zum Phragmokon-Ende hin und auf der Wohnkammer nimmt die Breite im Verhältnis zur Höhe deutlich zu.

Der Nabel ist eng und tief. Die Nabelwand ist auf den Innenwindungen bis knapp an die Nabelkante nahezu senkrecht, schwach gewölbt und leicht trichterförmig. Am Phragmokon-Ende weitet sich der trichterförmige Nabel, und die Wand steht schräg. Die Nabelwand grenzt auf den Innenwindungen mit einer flachen Furche an die Nabelkante, die auf der Schale deutlich und auf dem Steinkern abgeschwächt vorhanden ist.

Die Anwachsstreifung ist im Nabelbereich nicht erkennbar. Vom Nabel bis knapp zur Flankenmitte verläuft sie gerade und ist mit etwa 60° retrovers gegenüber dem

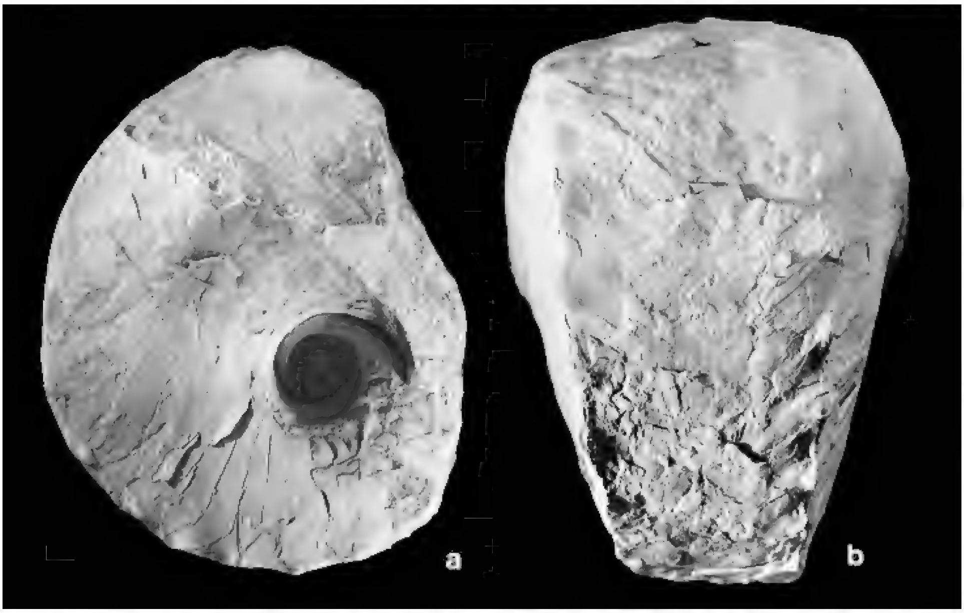


Abb. 5. *Germanonautilus cassianus* (Mojsisovics). Lectotypus, a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. Aon-Zone (Unterkarnium); St. Cassian/Dolomiten. GBAW 1882/03/314. – x 1.

Radius geneigt. Über der Flankenmitte biegt sie zur Marginalkante hin leicht nach hinten ab, knickt an der Marginalkante nach vorne ab und biegt schließlich in den mäßig tiefen, zugespitzten Trichterausschnitt nach hinten um. Bei Mojsisovics (1882, Taf. 89, Fig. 1) ist die Anwachsstreifung auf der Flanke zu stark gebogen und der Trichterausschnitt zu tief und zu spitz zulaufend gezeichnet.

Die deutlich ausgeprägte Marginalkante verläuft über die ovalen Marginalstacheln. Auf der letzten halben Windung des Phragmokons sind 10 weit auseinander stehende, die Flanke überragende Stacheln vorhanden. Auf dem 115° umfassenden Wohnkammer-Stumpf sind 9 Stacheln vorhanden, die zur Mündung hin immer kleiner werden und dichter stehen. Reste der Wohnkammer im Umbilikal-Bereich zeigen, daß die Wohnkammer ursprünglich etwa 180° umfaßte.

Der Laterallobus verläuft auf der Flanke bis etwa drei Viertel der Windungshöhe retrovers gerade, biegt dann nach vorne ab und knickt an der Marginalkante zur Ventralfläche hin in den flachen, gleichmäßig gerundeten Externlobus um (Abb. 4b). Alterslobendrängung ist nicht erkennbar.

Seit langem sind frühontogenetische Jugendexemplare unter dem Namen *„Nautilus“ granulostriatus* bekannt (Klipstein 1843: 126; Laube 1869: 58), die vermutlich Innenwindungen der vorliegenden Art darstellen. Die neu aufgesammelten Exemplare (SMNS 75193–75194) sind bruchstückhaft erhalten und zeigen die bisher bekannten Details: die Anwachsstreifen verlaufen vom Nabel bis zur Flankenmitte radial, biegen dann retrovers ab und gehen in den Trichterausschnitt über. Ähnlich wie bei Jugendwindungen anderer *Germanonautilus*-Arten sind weitere Kennzeichen: Spiralstreifen, Nabellücke, runder Querschnitt und Annularlobus. Der Sipho liegt suprazentral in Nähe der Ventralseite. Da Übergangsexemplare zwischen Embryonalexemplaren und postembryonalen Jugendwindungen unbekannt sind, und da die Lage des Siphos bei Jugendexemplaren von *G. cassianus* unbekannt ist, können die frühontogenetischen unter *Nautilus granulostriatus* bekannten Jugendwindungen nicht mit Sicherheit zu vorliegender Art gerechnet werden. Einen ähnlichen Verlauf der Anwachsstreifen weist nämlich auch *G.? breunneri* auf, bei dem die Lage des Siphos ebenfalls unbekannt ist.

Maße:

	DE	DK	Wb bei DK	Wh	Wb/Wh	N	NW
GBAW 1882/03/314	11,2 cm	9,2 cm	5,6 cm	4,4 cm	127,3%	1,8 cm	16,0%

Beziehungen. – *Germanonautilus schloenbachi* unterscheidet sich durch einen engeren Nabel mit steilerer Nabelwand, einen breiteren Querschnitt und durch kräftigere Stacheln am Marginalrand, die schräg nach hinten auf die Ventralfläche und schräg nach vorne auf die Flanke verlängert sind. Außerdem ist der Trichterausschnitt von *G. schloenbachi* wesentlich flacher. Die Sutur ist flacher verfaltet; der Laterallobus verläuft radial und gleichmäßig gerundet. Die Beziehungen zu *G. klipsteini* sind unter dieser Art aufgeführt (siehe oben).

Vorkommen: Aon-Zone (Unterkarnium) der Dolomiten.

Germanonautilus? *breunneri* (HAUER)

Abb. 6

*1847 *Nautilus Breunneri.* – HAUER, S. 262–263, Taf. 8, Fig. 1–3.
1873 *Nautilus Breunneri* FR. V. HAUER. – MOJSISOVICS, S. 13.
v 1902 *Germanonautilus Breunneri* (FR. V. HAUER). – MOJSISOVICS, S. 240, Taf. 9, Fig. 2.
? 1903 *Temnocheilus (Foordiceras)* cf. *Breunneri* HAU. sp. – FRECH, S. 50.
? 1908 *Germanonautilus Breunneri* (HAU.). – DIENER, S. 76, Taf. 13, Fig. 2.
non 1919 *Germanonautilus Breunneri* HAUER. – DIENER, S. 762–763, Taf. 3, Fig. 5.

Syntypen: HAUER (1847: 262) führte mehrere Exemplare auf, doch designierte er keinen Typus. Die Abbildungsoriginale sind in der Geologischen Bundesanstalt Wien derzeit nicht auffindbar (Mitt. Dr. F. Stojaspal). Obwohl diese Art bei HAUER (1847) idealisiert abgebildet ist, sind die charakteristischen Eigenschaften ausreichend erkennbar. Das Hauer'sche Exemplar lag MOJSISOVICS (1902: 240) vor, und er stellte die artliche Identität seines abgebildeten Stückes mit ersterem fest.

Material: GBAW 1902/3/69 vom Raschberg/Salzkammergut; NHMW 1884/D/201 von St. Cassian; SMNS 2 juvenile mit cf. bestimmte Bruchstücke: 75195: Piz Stuores, Fauna 13 und 75196: Pralongià bei St. Cassian, Fauna 16.

Beschreibung. – Das Gehäuse ist involut. Der Querschnitt ist trapezförmig mit der größten Breite in Nabelnähe, mit steil stehenden, flachen Flanken, knapp gerundetem, knotenlosem Marginalrand und einer in der Mitte schwach eingesenkten Ventralfläche. Auf Innenwindungen ist der Querschnitt nur unwesentlich breiter als hoch, mit der größten Breite in Nabelnähe. Zum Wohnkammer-Ende hin nimmt die Breite im Verhältnis zur Höhe deutlich zu. Der Nabel ist eng und sehr tief. Die schwach gewölbte Nabelwand steht auf der Naht bis knapp an die Nabelkante nahezu senkrecht, um sich dann zur schwach ausgeprägten Nabelkante trichterförmig zu weiten.

Die Anwachsstreifung verläuft im Nabel gerade und steht senkrecht auf der Naht. An der Nabelkante biegt sie nach hinten ab, verläuft bis über die Flankenmitte gerade, mit etwa 40° retrovers gegenüber dem Radius geneigt und geht von da an in einem retroversen Bogen in den flachen, gleichmäßig gerundeten Trichterausschnitt

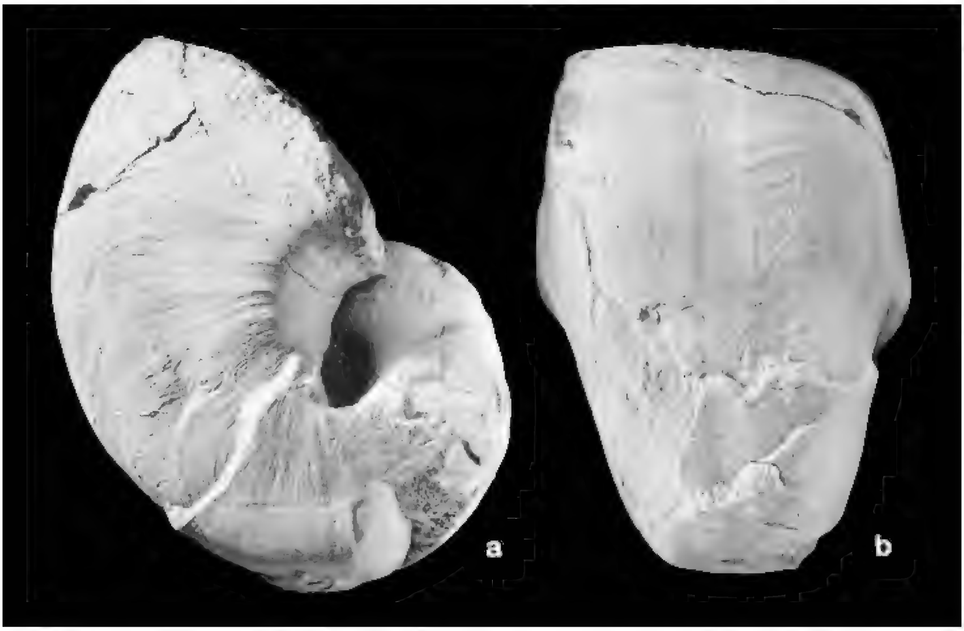


Abb. 6. *Germanonautilus*? *breunneri* (HAUER), a: Lateralansicht, b: Ventralansicht, Unterkarnium; St. Cassian/Dolomiten. NHMW 1884/D/201. – x 1.

über. Außerdem sind auf den Flanken und auf der Ventralseite bis zur Mündung weit auseinander stehende Spiralstreifen vorhanden. Der gleiche gebogene, retrovers gerichtete Verlauf der Anwachsstreifen auf den Flanken ist auch bei „*Nautilus*“ *granulostriatus* vorhanden. Bei ihm handelt es sich um frühontogenetische Exemplare von *Germanonautilus*. Da keine vermittelnden Exemplare zwischen dem frühontogenetischen Exemplaren von „*N.*“ *granulostriatus* und dem vorliegendem *Germanonautilus*? *breunneri* bekannt sind, ist die Zusammengehörigkeit nicht gesichert. Ein ähnlicher Verlauf der Anwachsstreifen ist auch bei *G. cassianus* vorhanden, so daß für die Jugendwindungen auch diese Art in Frage kommt.

Ob ein perlschnurartiger, für *Germanonautilus* charakteristischer Sipho ausgebildet ist, bleibt unbekannt. Nach der Abbildung bei HAUER (1847, Taf. 8, Fig. 3) sind die Siphonalduten auf den Innenwindungen orthochoanisch, der Sipho verläuft subzentral.

Maße (cm):

	DE	DN	DK	Wb	Wh	Wb/Wh	N	NW
NHMW 1884/D/201	7,2	6,2	–	5,0	3,6	139%	0,74	11,9%
GBAW 1902/3/69			4,8	3,7	2,7	136%	0,57	11,8%

Bemerkung. – Der trapezförmige Querschnitt ist charakteristisch für *Germanonautilus*. Da jedoch die Form des Siphos und der Verlauf der Sutur bei *G.*? *breunneri* unbekannt sind, wird die vorliegende Art als fraglich zu *Germanonautilus* gehörend angesehen.

Beziehungen. – *Germanonautilus popowi* hat schwächer gebogene Anwachsstreifen, eine deutliche Nabelkante begleitet von einer Furche auf der Flanke und einen schmäleren Querschnitt (SOBOLEV 1989).

Vorkommen: Aonoides-Zone (Unterkarnium) vom Raschberg/Salzkammergut und Aon-Zone (Unterkarnium) von St. Cassian/Dolomiten.

3. Embryonalwindungen von *Germanonautilus* aus den Dolomiten

Germanonautilus ist im Unterkarnium der Dolomiten sehr selten, wie das in alten Sammlungen vorhandene Material zeigt. Bei Neuaufsammlungen wurden lediglich 15 bruchstückhaft überlieferte, frühontogenetische Jugendwindungen, 7 bestimmbare Bruchstücke und ein vollständiges Exemplar gefunden. Bis jetzt wurden die Jugendwindungen als selbständige Arten betrachtet. Lediglich „*Nautilus*“ *linearis*, „*N.*“ *acis* und „*N.*“ *tertius* lassen sich mit einiger Sicherheit *Germanonautilus klipsteini* zuordnen. Von letzterer Art liegt nämlich ein Jugendexemplar vor, das ebenfalls wie die Embryonalwindungen anfangs einen runden Querschnitt, Nabellücke, einen zentralen Sipho, Spiralstreifen und vor allem den gleichen Verlauf der Anwachsstreifen aufweist. „*Nautilus*“ *granulostriatus* hat den gleichen Verlauf der Anwachsstreifen wie *Germanonautilus cassianus* und *G.*? *breunneri*. Da von ihnen keine Jugendexemplare vorliegen, und da die Lage des Siphos bei beiden unbekannt ist, muß eine Zuordnung der frühontogenetischen Jugendexemplare zu einer bestimmten Art unterbleiben.

Bei Neuaufsammlungen wurden in der Cassian-Formation bei St. Cassian, wie bei den Ammonoideen, mehr Jugendexemplare als Adulte gefunden. Wegen des Vorherrschens von Jugendexemplaren könnte man vermuten, daß das Cassianer Gebiet das Laichgebiet der Nautiliden war. Da sie insgesamt sehr selten sind, ist dies eher unwahrscheinlich. Ungünstige Lebensbedingungen, die zeitweise bei Muscheln und Schnecken zu Zwergwuchs geführt haben, könnten eine überdurchschnittliche Mortalitätsrate bei Jugendexemplaren hervorgerufen haben.

4. Beziehungen zu *Germanonautilus* aus dem Germanischen Bereich

Von Zimmermann (1890: 327), Pia (1930: 181) und Kozur (1972: 394; 1974: 48) wurde *Germanonautilus klipsteini* als nahe verwandt mit *G. jugatonodosus* beschrieben. Unter anderem deshalb wurde der Grenzdolomit des Lettenkeupers ins Unterkarnium eingestuft. Das Alter des Grenzdolomits ist aber sicher oberladinisch (Urlichs & Tichy 1999).

Ob *Germanonautilus klipsteini* eine Fortsetzung der Reihe *Germanonautilus dolomiticus – G. bidorsatus – G. suevicus – G. jugatonodosus*, die aus dem Germanischen Muschelkalk und Unterkeuper (Anisium-Ladinium) bekannt ist, betrachtet werden kann, läßt sich nicht feststellen, da keine Übergangsformen bekannt sind. Aufgrund des jüngeren, unterkarnischen Alters von *Germanonautilus klipsteini* wäre dies theoretisch möglich. *G. klipsteini* hat zwei Stachelreihen, und die Nabelweite ist geringer als bei *G. suevicus* und *G. jugatonodosus.* Deshalb ist eine unmittelbare Aufeinanderfolge doch eher unwahrscheinlich.

Die Schalenexemplare von *Germanonautilus* aus dem alpinen Unterkarnium weisen folgende Besonderheiten auf, die für die Interpretation der *Germanonautilus*-Steinkerne aus dem Germanischen Muschelkalk wichtig sind:

1. Die Stacheln von *Germanonautilus klipsteini* und *G. cassianus* sind primär hohl

und im unteren Drittel durch einen Zwischenboden vom Schaleninnenraum abgetrennt. Deshalb sind auf Steinkernen nur stumpfe, flache Knoten vorhanden. Es handelt sich bei diesen Knoten somit eindeutig um Skulpturelemente (S. 5). Im Gegensatz hierzu deutete Rein (1998: 9) die Marginalknoten folgendermaßen: „... es bildeten sich im Laufe des rhythmischen Vorrückens des myo-adhäsiven Epithels unterschiedlich dimensionierte Schalenstärken heraus, dann entstanden Knoten meist in der Breite des Haftbandes ...". Am Marginalrand soll demnach die Schale an den ehemaligen Muskelansatzstellen dünner gewesen sein, und diese dünneren Stellen sollen bei der Verfüllung des Innenraumes mit Sediment als Knoten ausgegossen worden sein. Im Gegensatz zu dieser Vermutung ist die innere Prismenschicht beim rezenten *Nautilus* an den Verankerungsstellen der subepithelialen Muskulatur zur Muralleiste verdickt und nicht dünner (Blind 1976: 142; 1988). Bei adulten *Germanonautilus klipsteini* und *G. cassianus* ist außerdem auf der Wohnkammer eine deutliche Skulpturreduktion vorhanden; die Knoten werden bei ihnen auf der Wohnkammer immer kleiner und stehen dichter. Diese Reduktion spricht gegen die von Rein (1998) vertretene Interpretation der Knoten als Steinkernausgüsse von Muskelansatzstellen, da diese mit wachsendem Weichkörper entsprechend kräftiger werden müßten. Die gleiche Größenreduktion ist auch bei beknoteten *Germanonautilus*-Exemplaren aus dem Germanischen Muschelkalk vorhanden.

2. Da die Anwachsstreifen bei *Germanonautilus klipsteini* und *G. cassianus* bis zur Mündung vorhanden sind, handelt es sich um die äußere Prismenschicht (= Ostracum) und nicht, wie Rein (1998: 8) meint, um die Perlmutterschicht (= Hypostracum), die beim rezenten *Nautilus* nur im rückwärtigen Teil der Wohnkammer ausgeschieden wird.

5. Literatur

Blind, W. (1976): Die ontogenetische Entwicklung von *Nautilus pompilius* (Linné). – Palaeontographica, **153**: 117–160, 15 Taf., 10 Abb.; Stuttgart.

– (1988): Über die primäre Anlage des Siphos bei ectocochleaten Cephalopoden. – Palaeontographica, **204**: 67–93, 6 Taf., 11 Abb.; Stuttgart.

Diener, C. (1908): Ladinic, Carnic and Noric faunae of Spiti. – Palaeontologia Indica, Ser. 15, **5/3**: 1–157, 24 Taf.; Calcutta.

– (1919): Nachträge zur Kenntnis der Nautiloideenfauna der Hallstätter Kalke. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **46**: 751–778, 3 Taf.; Wien.

Dzik, J. (1984): Phylogeny of the Nautiloidea. – Palaeontologia Polonica, **45**: 1–219, 47 Taf., 72 Abb.; Warszawa & Kraków.

Frech, F. (1903): Neue Cephalopoden aus den Buchensteiner, Wengener und Raibler Schichten des südlichen Bakony mit Studien über die Wohnkammer der Ammoneen und über die Lebensweise der Nautiliden. – Wiss. Result. Erforsch. Balatonsee, 1. Bd., 1. Theil, Paläont. Anhang **3**/4: 1–74, 11 Taf., 20 Abb.; Budapest.

Hauer, F. von (1847): Neue Cephalopoden aus dem rothen Marmor von Aussee. – Haidinger's naturwiss. Abh., **1**: 262–263, Taf. 7–9; Wien.

Klipstein, A. von (1843–1845): Mittheilungen aus dem Gebiete der Geologie und Palaeontologie. 1843: 1–144, Taf. 1–9; 1844: 145–240, Taf. 10–15; 1845: 241–311, Taf. 16–20; Gießen (Heyer).

Kozur, H. (1972): Vorläufige Mitteilung zur Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung. – Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Österreich, **21**: 361–412, 1 Taf.; Innsbruck.

– (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. – Freiberger Forschungsh., C, **280**: Teil I: 1–56, Teil II: 1–70, 12 Tab.; Leipzig.

Krystyn, L. & Mariolakos, I. (1975): Stratigraphie und Tektonik der Hallstätter-Kalk-Scholle von Epidauros (Griechenland). – Sitz.-Ber. Österreich. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, **148**: 185–195; Wien.

Kummel, B. (1953): American Triassic coiled nautiloids. – Geol. Survey, Prof. Pap., **250**: 1–104, 19 Taf., 42 Abb.; New York.

Laube, G. C. (1869): Die Fauna der Schichten von St. Cassian. V. Abtheilung. Cephalopoden – Schluß. – Denkschr. kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **30**: 49–106, Taf. 36–43; Wien.

Leonardi, P. & Polo, C. (1952): La fauna Cassiana di Cortina d'Ampezzo. Parte IIa: Cefalopodi. – Mem. Ist. Geol. Miner. Univ. Padova, **17**: 1–27, 5 Taf.; Padova.

Mojsisovics, E. von (1873, 1875, 1902): Das Gebirge um Hallstatt. 1. Abtheilung. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. 1. Band. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **6**/1, 1. Lief. (1873): 1–82, Taf. 1–32; 2. Lief. (1875): 83–174, Taf. 33–70; 3. Lief. (Supplement, 1902): 175–356, Taf. 1–23; Wien.

– (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **10**: 1–320, Taf. 1–94; Wien.

Mundlos, R. & Urlichs, M. (1984): Revision von *Germanonautilus* aus dem germanischen Muschelkalk (Oberanis – Ladin). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **99**: 1–43, 5 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

Parnes, A. (1986): Middle Triassic cephalopods from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt). – Geol. Survey Israel, Bull., **79**: 9–59, 23 Taf.; Jerusalem.

Pia, J. von (1930): Grundbegriffe der Stratigraphie mit ausführlicher Anwendung auf die europäische Mitteltrias. 252 S., 3 Abb.; Leipzig & Wien (Deuticke).

Rein, S. (1998): Biologie und Lebensweise von *Germanonautilus* Mojsisovics 1902. Teil II: Ontogenie, Ernährung und Ökologie von *Germanonautilus*. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **13**: 3–14, 14 Abb.; Schleusingen.

Sobolev, E. V. (1989): Triassic nautiloids of northeastern Asia. – Trudi Inst. Geol. Geophys., **727**: 1–192, 48 Taf., 66 Abb.; Novosibirsk. – [Russisch]

Urlichs, M. (1994): *Trachyceras* Laube 1869 (Cephalopoda) aus dem Unterkarn der Dolomiten (Italien). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **217**: 1–55, 4 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

Urlichs, M. & Tichy, G. (2000): Correlation of the Bleiglanzbank (Gipskeuper, Grabfeld Formation) of Germany with Upper Ladinian beds of the Dolomites (Italy). – Zbl. Geol. Paläont, Teil 1, **1998**/9–10: 997–1007, 3 Abb.; Stuttgart.

Wissmann, H. L. & Münster, G. von (1841): Beiträge zur Geognosie und Petrefacten-Kunde des südöstlichen Tirols vorzüglich der Schichten von St. Cassian. – Beitr. Petrefactenk., **4**: 1–152, 16 Taf.; Bayreuth.

Zimmermann, E. (1890): Ein neuer Nautilus aus dem Grenzdolomit des thüringischen Keupers (*Trematodiscus jugatonodosus*). – Jb. kgl. Preuss. geol. Landesanst., **10** (1889): 322–327, Taf. 27; Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. M. Urlichs, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart.
E-mail: urlichs@gmx.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 292	16 S., 5 Abb.	Stuttgart, 29. 9. 2000

Zur Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk (Nautiloidea, Mitteltrias)

On the phylogenetic lineage *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* from the Germanic Upper Muschelkalk (Nautiloidea, Middle Triassic)

Von Max Urlichs, Stuttgart

Mit 5 Abbildungen

Summary

The morphogenetic lineage *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* from the Upper Germanic Muschelkalk (Middle Triassic, Upper Anisian – Lower Ladinian) shows the following trends: The cross section changes gradually to broader and lower, the umbilical width increases somewhat and the nodes become stronger. Especially, the growth lines and the sulcus on the venter change at the transition from *G. bidorsatus* to *G. suevicus.* The phragmocone diameter increases by two thirds within the Upper Muschelkalk. The same is true for the final length of the lower jaw of *Germanonautilus*, *Conchorhynchus*.

Zusammenfassung

Bei der morphogenetischen Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus* – *G. suevicus* aus dem Oberen Germanischen Muschelkalk (Mitteltrias, Oberanisium – Unterladinium) sind folgende Trends vorhanden: Der Querschnitt wird zunehmend breiter und niedriger sowie der Nabel immer deutlicher trichterförmig. Die Nabelweite nimmt geringfügig zu, und die Marginalknoten werden kräftiger. Beim Übergang von *G. bidorsatus* zu *G. suevicus* verändern sich vor allem die Ventralfläche und die Ausbildung der Anwachsstreifung. Parallel dazu wächst der Durchmesser um zwei Drittel an. Auch die Endgröße des *Germanonautilus*-Unterkiefers, *Conchorhynchus,* nimmt von der *atavus*- bis zur *semipartitus*-Zone um zwei Drittel zu.

1. Einleitung

Aus dem Germanischen Muschelkalk und Lettenkeuper (Oberanisium – Oberladinium) wurde die morphogenetische Entwicklungsreihe von vier aufeinanderfolgenden *Germanonautilus*-Arten durch MUNDLOS & URLICHS (1984) bekannt gemacht. Diese Reihe beginnt im Unteren Muschelkalk mit *Germanonautilus dolomiticus*, führt im Oberen Muschelkalk über *G. bidorsatus* zu *G. suevicus* und endet im obersten Lettenkeuper mit *Germanonautilus jugatonodosus*. Während zwischen der ersten und zweiten Art sowie der dritten und vierten je eine Überlieferungslücke besteht, ist aus dem Oberen Muschelkalk eine nahezu lückenlose Entwicklungsreihe von *G. bidorsatus* zu *G. suevicus* dokumentiert. Mittlerweile steht weiteres, horizontiertes *Germanonautilus*-Material aus dem Oberen Muschelkalk, vor allem aus Baden-Württemberg, zur Verfügung, das eine wesentliche Ergänzung ermöglicht.

Der Bearbeitung liegt das Chronospezies-Konzept zugrunde (diskutiert von WILLMANN 1985). Zahlreiche aufeinander folgende Faunen bilden eine Chronokline. Die bearbeiteten *Germanonautilus*-Arten aus dem Oberen Muschelkalk sind langlebig und überdauerten bis zu sieben *Ceratites*-Zonen. Sie veränderten sich über einen recht langen stratigraphischen Zeitabschnitt allmählich (MUNDLOS & URLICHS 1984).

Bisher war vor allem die Gehäusemorphologie bekannt. Neues Material zeigt jedoch des öfteren auch die Anwachsstreifung, die sich als taxonomisch wichtig erweist. Die Unterschiede der Gehäusemorphologie und Anwachsstreifung sind zwischen den beiden *Germanonautilus*-Arten aus dem Oberen Muschelkalk erheblich, so daß eine artliche Trennung gerechtfertigt ist (siehe S.). Im Vergleich hierzu sind die Gehäuse-Unterschiede zwischen den rezenten *Nautilus*-Arten kleiner.

Anhand von neuem Material wird folgendes überprüft:

- Bleiben Querschnitt und Nabelweite bei *Germanonautilus* im Verlauf der Ontogenie konstant?
- Nimmt die Endgröße innerhalb der Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus – G. suevicus* kontinuierlich zu, oder treten sprunghafte Änderungen auf?
- Ändert sich die Länge von *Conchorhynchus* innerhalb des Oberen Muschelkalks entsprechend der Größenzunahme von *Germanonautilus*?

Für die Revision von *Germanonautilus* standen zahlreiche Exemplare zur Verfügung, von denen jedoch nur knapp ein Fünftel brauchbare Meßwerte für biometrische und variationsstatistische Untersuchungen lieferte (MUNDLOS & URLICHS 1984: 6). Geringfügig deformierte Exemplare, erkennbar z.B. an einem besonders tiefen Ventralsulcus mit einem Knick in der Mitte, wurden nicht untersucht. Sämtliche Exemplare wurden im Nabelbereich bis zur Naht präpariert, so daß sie genau vermessen werden konnten. Mit diesen Meßwerten wurden die Artmerkmale und deren Variationsbreite quantitativ erfaßt, sie sind eine wesentliche Grundlage zur Art-Charakterisierung. Andere Autoren (SCHMIEDL 1989; SINGER 1991) stellten bei *Germanonautilus* anhand von Einzelexemplaren eine angeblich größere Variationsbreite fest. Auch REIN (1998: 7) zweifelte die geringe Variationsbreite bei *Germanonautilus* an, ohne jedoch Argumente oder eigene Meßwerte anzuführen.

Bei dem Belegexemplar zu SCHMIEDL (1989) handelt es sich um die Wohnkammer eines *Germanonautilus dolomiticus*, die nur an ihrem Anfang unverdrückt, der Mündung zu aber immer stärker dorsoventral deformiert ist. Der am Wohnkammerbeginn erneut ermittelte Querschnittswert liegt mit 136% innerhalb der von Mundlos & Urlichs (1984: 18) festgestellten Variationsbreite dieser Art.

Auch Singer (1991) hat lediglich Einzelexemplare untersucht und nur zum Teil abgebildet. (Leider war eine Überprüfung dieser Belegexemplare unmöglich, da ihr Aufbewahrungsort trotz Anfrage beim Autor nicht in Erfahrung zu bringen war.) Der *Germanonautilus suevicus,* Original zu Singer (1991, Abb. 3), ist auf einer Flanke unvollständig verfüllt. Deshalb ist der angegebene Querschnittswert zu niedrig. Das zweite von Singer (1991, Abb. 2) abgebildete Exemplar, ein *Germanonautilus dolomiticus*, ist lateral verdrückt. Außerdem ist der Nabelbereich bei beiden Exemplaren lediglich teilweise freigelegt, weshalb Windungshöhe und Nabelweite nur annähernd zu vermessen sind. Der Schluß, die Variationsbreite sei bei den verschiedenen *Germanonautilus*-Arten größer als bisher beschrieben, ist mit diesen schlecht erhaltenen und lediglich anpräparierten Einzelstücken nicht zu belegen.

Dank

Material liehen aus: A. Bartholomä (Neuenstein), H. Bieser (Carlsberg), Dr. M. Büchner (Bielefeld), Dr. h.c. H. Hagdorn (Ingelfingen), K. Hofsäß (Ötisheim), Ch. Klug (Schwäbisch Hall), W. Kurzweil (Wiesloch), Dr. G. Schmiedl (Lohr-Steinbach), O. H. Schuster (Heilbronn), U. Vath (Gleichen-Reinhausen); Material stifteten: H. Donà (Markgröningen), E. Geiger (Renningen), K. Hofsäß (Ötisheim), W. Kurzweil (Wiesloch) und H. G. Wegele (Waldenburg). Auskünfte über schwer beschaffbare Literatur verdanke ich Prof. J. Callomon (London). Die Präparation führte A. Lehmkuhl in gewohnter, ausgezeichneter Qualität durch; die Fotos fertigte Frau R. Harling (Stuttgart) an. Dr. G. Bloos sah das Manuskript kritisch durch. Für diese Hilfen bedanke ich mich herzlich.

2. Beschreibung

Die Erläuterung der Abkürzungen von Meßstrecken und ihren Verhältniswerten findet sich bei Mundlos & Urlichs (1984: 8). Aus folgenden Sammlungen wurde Material untersucht:

IGPT = Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.
MHI = Muschelkalkmuseum H. Hagdorn Ingelfingen.
SMNK = Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe.
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

Gattung *Germanonautilus* Mojsisovics 1902

Germanonautilus bidorsatus (Schlotheim)

Abb. 1–3, 5

Synonymie: Siehe Mundlos & Urlichs (1984: 13–14) und folgende Ergänzungen:

1965 *Germanonautilus bidorsatus.* – Deppe, Abb. 1.
pars 1984 *Germanonautilus tridorsatus* (Böttcher). – Mundlos & Urlichs, Taf. 5, Fig. 2, non S. 21–23, Taf. 5, Fig. 1, 3, Abb. 2d, 4c–d.
1984 *Germanonautilus bidorsatus* (Schlotheim). – Dzik, S. 164, Abb. 64.
non 1986 *Germanonautilus bidorsatus bidorsatus* (Schlotheim). – Parnes, S. 42–43, Taf. 9, Fig. 1–2. – [= *Germanonautilus tridorsatus*]
1986 *Germanonautilus bidorsatus jugosus* n. ssp. – Parnes, S. 43, Taf. 9, Fig. 3–4.
1986 *Germanonautilus sahorinicus* n. sp. – Parnes, S. 41–42, Taf. 8, Fig. 7–9, Taf. 16, Fig. 7–8.
1991 *Germanonautilus bidorsatus.* – Singer, S. 73.
1995 *Germanonautilus* cf. *bidorsatus* (Schlotheim). – Patzelt, S. 89–92, Abb. 1–3.
pars 1996 *Germanonautilus bidorsatus* (Schlotheim). – Goy & Martinez, S. 285–289,

Taf. 2, Fig. 1–3, Abb. 3d–g; non Taf. 3, Fig. 1–2, Taf. 4, Fig. 1–2. – [= *Germanonautilus tridorsatus*]
1997 *Germanonautilus bidorsatus* Schloth. – Rein, Abb. 2, 4, 5, 8, 11.
pars 1997 *Germanonautilus tridorsatus* Böttcher. – Rein, Abb. 3; non Abb. 6, 9, 10.
1998 *Germanonautilus bidorsatus.* – Rein, Abb. 4, 5.
1999 *Germanonautilus bidorsatus.* – Rein, Abb. 3, 5.

Material, zusätzlich zu den von Mundlos & Urlichs (1984) aufgeführten 85 Exemplaren: MHI 12 Ex.; SMNK 3 Ex.; SMNS 20012/1–2, 26627/1–2, 26670/26–38, 26830/2; 75227/1–5, 75228/1–5, 75229/1–3, 75230, 75231/1–4, 75232/1–2, 75233, 75234/1–3, 75235–75238/1–2, 75239–75241/1–2, 75242–75245/1–6; 75253–75254, je 2 Ex. aus Coll. Bartholomä, Bieser, Kurzweil, Schuster und Vath sowie 1 Ex. aus Coll. Klug. Insgesamt 175 Exemplare.

Beschreibung (Ergänzung zu Mundlos & Urlichs 1984). – Gehäuse: Aus der *atavus*-Zone liegt nun ausreichend Material vor, um verschieden große Exemplare in Größenklassen getrennt voneinander auszuwerten. Die Nabelweite nimmt im Verlauf der Ontogenie anfangs geringfügig, auf der letzten Windung adulter Exemplare deutlich zu (Abb. 1, siehe Maße). Deshalb wird als Bezugsgröße der Phragmokon-Durchmesser adulter Exemplare zur Ermittlung der phylogenetischen Änderung der Nabelweite herangezogen. Von der *atavus*- bis zur *spinosus*-Zone nimmt die Nabelweite ebenfalls geringfügig zu (Abb. 5). Der Nabel fällt bei Jugendexemplaren steil, an der Naht senkrecht ein. Im Verlauf der Ontogenie weitet er sich trichterförmig.

Der Querschnitt der Embryonalwindungen ist rund, er geht dann in trapezförmig mit flacher Ventralseite über. Der Verhältniswert Windungsbreite zu Windungshöhe ist bei juvenilen und adulten Exemplaren gleich groß (Abb. 2 und Maße). Lediglich die Exemplare bis 3 cm Durchmesser haben einen geringfügig schmäleren Querschnitt. Sie vermitteln zwischen dem runden Querschnitt der embryonalen Windungen und dem breit trapezförmigen adulter Exemplare. Im Verlauf der innerartlichen Veränderung wird der Querschnitt von der *atavus*- zur *spinosus*-Zone deutlich breiter und niedriger (Abb. 5).

Bei juvenilen Exemplaren aus der *atavus*-Zone ist die Mitte der Ventralfläche ab 5 cm Durchmesser als Sulcus schwach eingesenkt. Im Verlauf der Ontogenie nimmt der Sulcus allmählich an Breite und Tiefe zu und umfaßt bei adulten Exemplaren die gesamte Ventralfläche. Bei den stratigraphisch jüngeren Exemplaren aus der *evolutus*- und *spinosus*-Zone ist die Einsenkung tiefer.

Maße: Zunahme der relativen Nabelweite (NW=N/DKx100) im Verlauf der Ontogenie bei Exemplaren aus der *atavus*-Zone:

DK-Durchmesser (cm)	Variation NW (%)	Mittelwert NW (%)	n
14,1–18,6	23,49–26,97	25,73±0,92	11
11,1–14,0	23,21–26,15	24,97±0,58	23
8,1–11,0	22,86–24,70	24,07±0,47	13
5,1– 8,0	22,26–24,63	23,66±0,83	10
2,9– 5,0	22,41–24,29	23,16±0,64	8

Verhältnis Windungsbreite (Wb) zu Windungshöhe (Wh) bei Exemplaren aus der *atavus*-Zone, n= Anzahl der vermessenen Exemplare:

Wb (cm)	Variation Wb/Wh (%)	Mittelwert Wb/Wh (%)	n
9,1–10,9	138,77–146,34	140,36±1,26	6
7,1– 9,0	135,08–143,10	140,04±2,45	10
5,1– 7,0	135,71–142,84	140,27±2,20	23
3,1– 5,0	136,67–142,86	140,54±1,88	20
1,8– 3,0	135,71–142,88	140,26±1,50	18

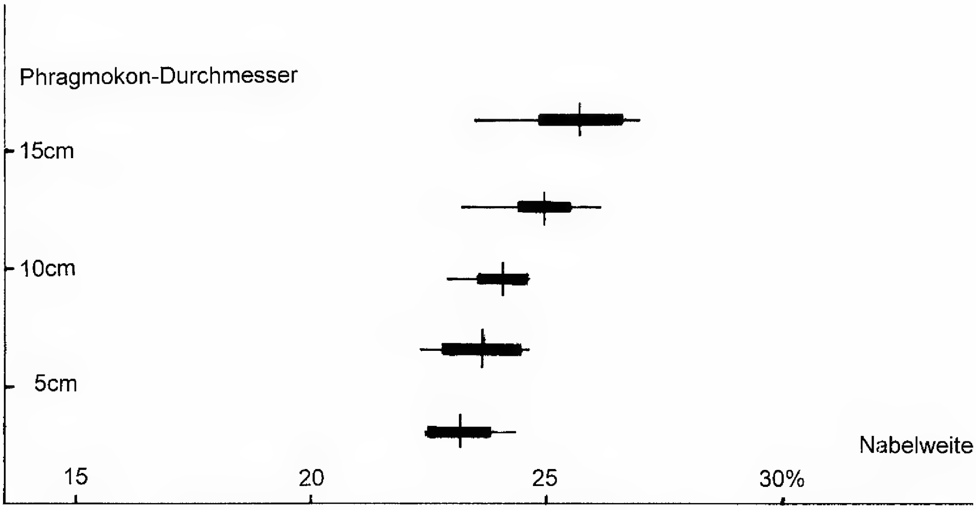


Abb. 1. Ontogenetische Entwicklung der Nabelweite von *Germanonautilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) aus der *atavus*-Zone. Senkrechter Strich: Mittelwert; dicker horizontaler Balken: Standardisierter Mittelwert; dünner horizontaler Balken: Variationsbreite.

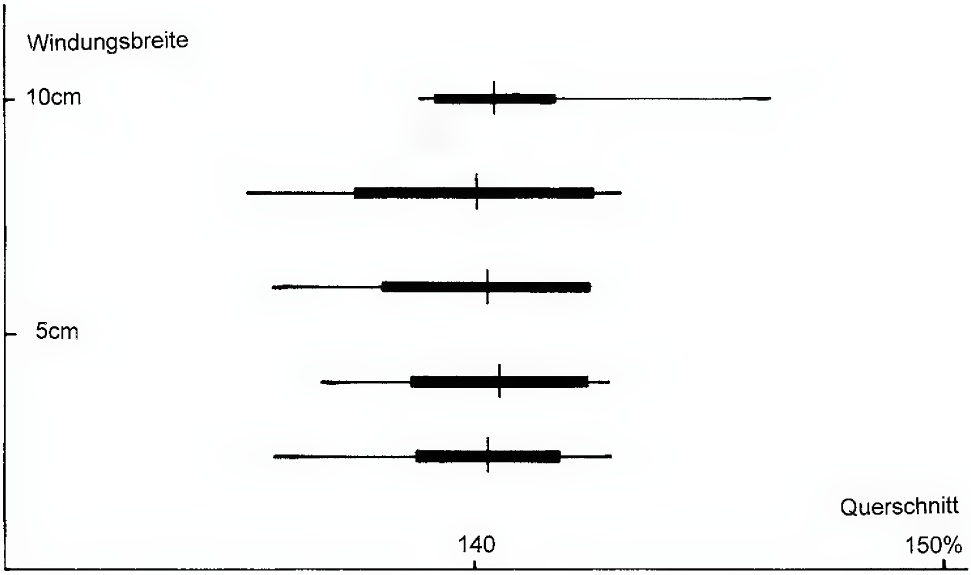


Abb. 2. Ontogenetische Entwicklung des Windungsquerschnittes von *Germanonautilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) aus der *atavus*-Zone.

Endgröße: Die von Mundlos & Urlichs (1984: 26) vermutete Größenzunahme innerhalb von *G. bidorsatus* kann nun statistisch untermauert werden. Als Bezugsgröße wird der Phragmokon-Durchmesser (DK) adulter Exemplare gewählt, da der Enddurchmesser adulter Exemplare nur in ganz seltenen Fällen angegeben werden kann. Die Wohnkammer ist nämlich meistens unvollständig, lediglich als Stumpf erhalten. Die Wohnkammerlänge beträgt bei vollständiger Erhaltung etwa 180°, gemessen vom Marginalrand am Phragmokon-Ende zum Marginalrand am Wohnkammerende. Abweichend von der üblichen Definition (z.B. Collins & Ward 1987, Abb. 9; Mundlos & Urlichs 1984: 8) wurde die Wohnkammerlänge von Rein (1997; 1998; 1999) vom Umbilikalrand an der Mündung zum Umbilikalrand am Ende des Phragmokons gemessen. Da der Mundrand von der Nabelkante retrovers verläuft, ist die Länge der Wohnkammer, gemessen vom Umbilikalrand an der Mündung zum Umbilikalrand am Phragmokon-Ende, größer (nach Rein 1999, Abb. 7: etwa 200°).

Bei *Germanonautilus bidorsatus* nimmt der Phragmokon-Durchmesser adulter Exemplare von der *atavus*- bis zur *spinosus*-Zone (Oberanisium bis Unterladinium) allmählich, ohne Größensprünge, um ein Drittel zu (Abb. 5).

Maße: Phragmokon-Durchmesser DK und Nabelweite NW adulter Exemplare sowie Querschnitt Q (= WB/WH), n = Anzahl der vermessenen Exemplare:

Zone	Variation DK (cm)	Mittelwert DK (cm)	n	Variation NW (%)	Mittelwert NW (%)	n	Variation Q (%)	Mittelwert Q (%)	n
spinosus	16,0–18,2	17,77±0,61	14	25,00–26,51	25,87±0,77	11	141,07–146,67	145,08±1,41	9
evolutus	16,0–17,9	16,79±0,92	15	24,55–28,81	25,55±0.89	10	142,86–147,27	145,10±1,70	8
compressus + *robustus*	13,7–17,3	15,76±1,11	9	24,00–27,64	25,43±1,26	12	140,00–146,34	142,71±2,32	11
atavus	11,3–15,3	13,35±1,06	27	24,39–26,17	25,12±0,58	28	132,35–143,10	139,70±2,55	70

Skulptur: Bereits Quenstedt (1849: 54) beschrieb die vorliegende Art mit „ausgeprägten Rückenkanten und runden, flachen Knoten auf den Seiten, deren Zahl nur wenig kleiner als die der Kammern ist. Sie erstrecken sich bis in die Wohnkammer, sind aber in der Jugend stärker ausgeprägt als im Alter". Bei gut erhaltenen Exemplaren aus der *atavus*-Zone sind auf einer halben Windung 11–12 längliche, schräg nach hinten auf die Ventralfläche übergreifende, flache Marginalknoten bis zu einem Durchmesser von 11 cm deutlich ausgeprägt vorhanden. Ab diesem Durchmesser sind sie rund und nehmen an Größe ab, bis sie dann bei 16 cm Durchmesser verschwunden sind. Ab dieser Größe sind lediglich schwach gerundete Marginalkanten vorhanden. Bei Exemplaren aus der *evolutus*-Zone halten die Knoten mindestens bis 18 cm Durchmesser an. Neben beknoteten Exemplaren kommen auch glatte vor. Da sie den gleichen Gehäusebau aufweisen, werden sie zu einer Art zusammengefaßt.

Ein wesentliches, bisher jedoch nicht beachtetes Unterscheidungsmerkmal sind die Anwachsstreifen, die den Verlauf der ehemaligen Mündung nachzeichnen. Sie sind auf Ersatzschalen genauso wie auf Skulptur-Steinkernen oder auf Steinkernen mit Schalenresten ausgebildet. Da die Ersatzschale zwischen Steinkern und Außenabdruck ausgeschieden wurde, hat sie die äußere Prismenschicht (= Ostracum bei Rein 1998) und die Perlmuttschicht (= Hypostracum bei Rein 1998) gleichermaßen ersetzt. Rein (1998) deutete die Anwachsstreifung als Bildung der Perlmuttschicht. Diese Schicht wird beim rezenten *Nautilus* jedoch nur im hinteren Teil der Wohnkammer unter der äußeren Prismenschicht abgeschieden. Da die Streifung bei *Germanonautilus* auch auf dem vorderen Wohnkammerbereich erhalten ist, kann es sich

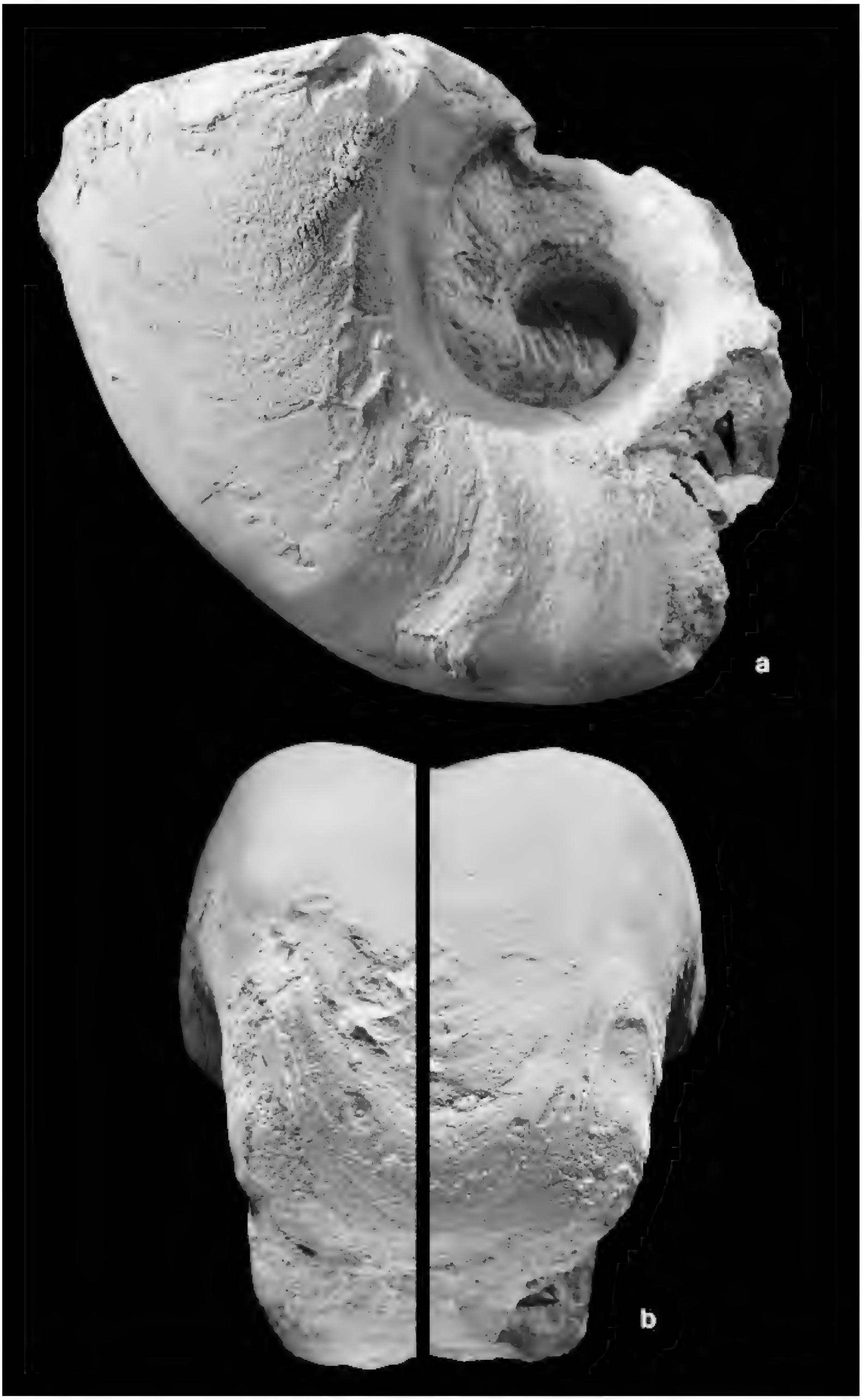


Abb. 3. *Germanonautilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) mit Anwachsstreifung auf dem Skulptur-Steinkern; a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. Ob. Muschelkalk, *atavus*-Zone (Oberanisium); Schöningen/Harzrand. SMNS 26618/3.- x 0,75.

nur um die äußere Prismenschicht und damit um Anwachsstreifung handeln. Dies belegen Exemplare mit z.T. aragonitischer Originalschale aus der alpinen Obertrias (Mojsisovics 1873; 1882; Urlichs 2000). Die Wohnkammer ist bei *Germanonautilus* innen auch im vorderen Bereich glatt, wie an Steinkernen zu erkennen ist. Somit kann hier keine Anwachsstreifung entstehen, und sie kann deshalb nicht vom Hypostracum ausgeschieden worden sein.

Die Anwachsstreifung setzt senkrecht auf der Naht an, schwingt in flach konkavem, retrovers geneigtem Bogen bis zur Nabelkante und biegt dort in einem engen, nach vorne konvexen Bogen auf die Flanke um. Dort verläuft sie wiederum flach konkav bis zum Marginalrand, biegt dann in einem eng gerundeten, nach vorne konvexen Bogen nach hinten, verläuft parallel zur Marginalkante und endet in dem tiefen, breit gerundeten Trichterausschnitt (Abb. 3). Der Trichterausschnitt umfaßt einen Sektor von etwa 30–40°. Bei guter Erhaltung sind auf den Innenwindungen der Ersatzschalenexemplare bzw. Skulptur-Steinkerne neben feinen Anwachsstreifen noch zusätzlich Spiralstreifen (Gitterskulptur bei Rein 1998) zu erkennen (Mundlos & Urlichs 1984, Taf. 1, Fig. 1; Rein 1997, Abb. 8).

Sutur: Der Extern- und der Laterallobus sind flach. Die Breite des Extern- und des Laterallobus ist im wesentlichen durch die Gehäuseform vorgegeben. So ist z.B. der Laterallobus bei *Germanonautilus bidorsatus* breiter als bei *G. suevicus* (Mundlos & Urlichs 1984: 10). Bei adulten Exemplaren sind 15 bis 20 Septen auf dem letzten halben Umgang vorhanden. Die Alterslobendrängung umfaßt meistens nur die letzten zwei, selten bis zu fünf Septen. Daneben wurde sehr selten auch intermediäre Septendrängung beobachtet (Müller 1970). Sie konnte jedoch nicht mit Schalenverletzungen, wie beim rezenten *Nautilus* von Ward (1985: 447, Abb. 7) beschrieben, korreliert werden, da bei diesen Exemplaren keine Anwachsstreifung erkennbar ist

Beziehungen. – *G. suevicus* unterscheidet sich vor allem durch Dreiteilung der Ventralseite sowie auf der Flanke gerade verlaufende, stark retrovers geneigte Anwachsstreifung, außerdem durch breiteren, niedrigeren Querschnitt, etwas weiteren, deutlicher trichterförmigen Nabel und durch kräftigere Marginalknoten. Im Gegensatz zu *G. bidorsatus* verengt sich der Trichterausschnitt nach hinten und endet in einem knapp gerundeten Bogen.

Germanonautilus tridorsatus unterscheidet sich durch geringere Nabelweite, senkrechten Nabeleinfall, deutlichere Nabelkante, schmäleren Windungsquerschnitt, schwächer konvergierende Flanken, das Fehlen von Marginalknoten, stärker retroverse Anwachsstreifen, sowie durch flacheren, breiter gerundeten Trichterausschnitt, flacheren Ventralsulcus und durch einen stärker retroversen Laterallobus.

G. bartovi bartovi, *G. bartovi tumidus* und *G. bartovi gravidus* aus dem Ladinium von Israel unterscheiden sich durch geringere Nabelweite, breiteren Querschnitt mit stärker konvergierenden Flanken und vor allem durch einen schmalen, flachen Ventralsulcus, einen spitz zulaufenden Trichterausschnitt, sowie durch das Fehlen von Marginalknoten.

Vorkommen: Nach der revidierten Zonen-Gliederung (Urlichs 1993) kommt *G. bidorsatus* im Germanischen Muschelkalk von der *atavus*- bis in die *postspinosus*-Zone (Oberanisium – Unterladinium) vor. Außerdem ist er im Unterladinium der Provence, von Spanien und vom Makhtesh Ramon/Israel sowie von der Sinai-Halbinsel/Ägypten bekannt.

Germanonautilus suevicus (Philippi)

Abb. 4, 5

Synonymie: Siehe Mundlos & Urlichs (1984) und folgende Ergänzungen:

1960 *Germanonautilus pensai* Rossi Ronchetti. – Rossi Ronchetti, S. 19–20, Taf. 2, Fig. 1–3.

1991 *Germanonautilus suevicus* (Philippi). – Singer, S. 73–74, Abb. 3.

Material, zusätzlich zu den von Mundlos & Urlichs (1984) aufgeführten 54 Exemplaren: MHI 8 Ex.; SMNS 7802, 24989/1–9, 75246/1–2, 75247, 75248/1–3, 76249–75252, je 4 Ex. aus Coll. Klug und Vath, 1 Ex. aus Coll. Bieser. Insgesamt 91 Exemplare.

Beschreibung. – Zur Beschreibung von Mundlos & Urlichs (1984) wird folgendes hinzugefügt:

Gehäuse: Bei *Germanonautilus suevicus* ist ebenfalls eine ontogenetische Entwicklung vorhanden. Die Nabelweite nimmt auf den Außenwindungen adulter Exemplare deutlich zu, während die Maße des Windungsquerschnittes konstant bleiben.

Endgröße: Auch von dieser Art liegen mittlerweile zahlreiche adulte Exemplare mit Alterslobendrängung aus verschiedenen Zonen vor. Damit kann nun die von Mundlos & Urlichs (1984: 26) vermutete innerartliche Größenzunahme belegt werden (Abb. 5).

Maße: Phragmokon-Durchmesser DK und Nabelweite NW adulter Exemplare sowie Querschnitt Q, n = Anzahl der vermessenen Exemplare:

Zone	Variation DK (cm)	Mittelwert DK (cm)	n	Variation NW (%)	Mittelwert NW (%)	n	Variation Q (%)	Mittelwert Q (%)	n
dorsoplanus	19,4–23,0	21,64±1,07	13	26,7–30,5	28,70±1,28	12	148,0–152,7	150,00±1,24	10
nodosus	17,3–20,4	18,47±1,09	9	26,8–28,3	27,43±0,59	6	144,4–153,8	147,83±2,32	8
sublaevigatus + *enodis/laevigatus*	16,0–18,8	17,67±1,23	9	25,3–28,0	26,82±0,60	16	143,0–148,8	145,56±2,27	6

Beim Übergang von *Germanonautilus bidorsatus* zu *G. suevicus* ist bei adulten Exemplaren keine Größenreduktion vorhanden. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers adulter Exemplare nimmt bei *G. suevicus* von der *enodis/laevigatus*-Zone bis zur *dorsoplanus*-Zone von 17,6 cm auf 21,6 cm um etwa ein Viertel zu (Abb. 5). Daneben wurden von der oberen *enodis/laevigatus*- bis in die *praenodosus*-Zone kleinere Exemplare mit 11–14 cm Phragmokon-Durchmesser gefunden, die schwache bis deutliche Lobendrängung aufweisen. Deshalb wurde eine Größenreduktion beim Übergang zu *G. suevicus* angenommen (Urlichs 1998). Neues Material zeigt jedoch, daß in der unteren *enodis/laevigatus*-Zone etwas größere Exemplare als in der *spinosus*-Zone auftreten. Vermutlich handelt es sich bei den kleinen Exemplaren um solche, die frühzeitig schwache Lobendrängung ausgebildet hatten und dann zugrunde gegangen sind. Diese Vermutung ergibt sich aus folgender Beobachtung: Zusammen mit den kleinen Exemplaren mit Lobendrängung treten in den fraglichen Schichten auch größere Exemplare auf, bei denen man gelegentlich intermediäre Lobendrängung feststellen kann.

Skulptur: Bei den stratigraphisch frühen Exemplaren aus der *enodis/laevigatus*-Zone sind auf der letzten halben Phragmokon-Windung bis 13 cm Durchmesser 9–10 schräg auf die Ventralfläche nach hinten übergreifende Marginalknoten vorhanden. Ab diesem Durchmesser gehen sie in runde, flache Knoten über, die immer schwächer werden und am Beginn der Wohnkammer bei 16–18 cm Durchmesser

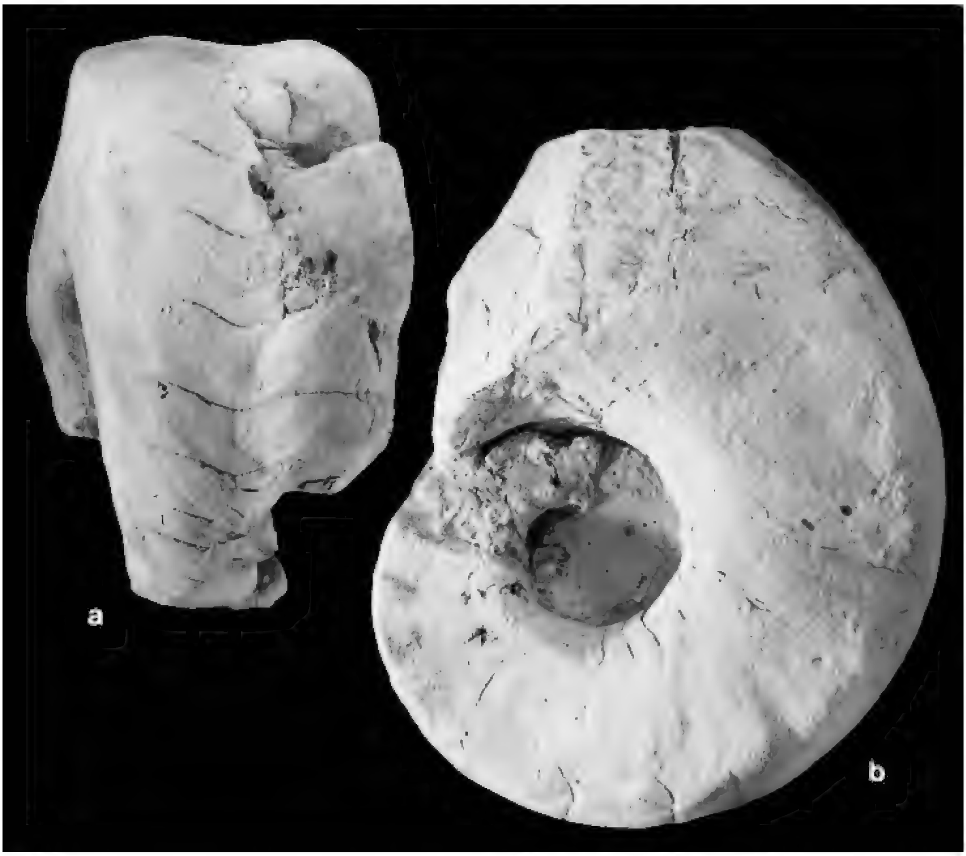


Abb. 4. *Germanonautilus suevicus* (PHILIPPI) mit Anwachsstreifung auf dem Skulptur-Steinkern; a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. Ob. Muschelkalk, *praenodosus*-Zone (Unterladinium); Heidelberger Zementwerk Haßmersheim. SMNS 75246/1.- x 0,75.

ganz verschwunden sind. Im Verlauf der innerartlichen Entwicklung halten die Knoten mit zunehmender Endgröße länger an. Bei Exemplaren aus der *nodosus*-Zone sind die kräftigen Marginalknoten bis zu einem Durchmesser von 14–15 cm schräg verlängert ausgebildet und gehen dann in runde Knoten über, die immer flacher werden. Bei maximal 20 cm Durchmesser sind sie dann völlig verschwunden. Bei den adulten Exemplaren aus der *nodosus*-Zone greifen diese Knoten somit abgeschwächt auch auf die Wohnkammer über, und bei Exemplaren aus der *dorsoplanus*-Zone halten sie sogar bis zum Wohnkammerende, bis zu 30 cm Durchmesser, an.

Im Verlauf der Ontogenie verändert sich die Ventralfläche ebenfalls. Anfangs ist sie konvex, dann flach, und ab 3–5 cm Durchmesser tritt die Dreiteilung durch die flache Ventralrinne auf. Diese Rinne vertieft sich bis zum Skulptur-Wechsel von ovalen, kräftigen zu runden, flachen Knoten. Im Verlauf der Knotenreduktion wird der Ventralsulcus wieder flacher, und bei adulten Exemplaren verschwindet die Dreiteilung bis zum Wohnkammerende völlig.

Im Unterschied zu *G. bidorsatus* verlaufen die Anwachsstreifen auf der Flanke bis zum Marginalrand gerade sowie stark retrovers und biegen dort schwach nach hinten ab. Im Trichterausschnitt konvergieren die Anwachsstreifen nach hinten und treffen sich auf der Mitte der Ventralseite in einem knapp gerundeten Bogen (Abb. 4). Die Form des Trichterausschnittes änderte sich höchstwahrscheinlich sprunghaft beim Übergang *G. bidorsatus* zu *G. suevicus*, da der knapp gerundete, spitz zulaufende Trichterausschnitt in der *enodis/laevigatus*-Zone bereits ausgebildet ist, während der Trichterausschnitt bei *G. bidorsatus* in der *spinosus*-Zone noch breit gerundet ist. Bei Jugendexemplaren bis 2 cm Durchmesser sind wie bei *G. bidorsatus* außerdem Spiralstreifen vorhanden.

Bemerkung. – *Germanonautilus pensai* aus dem Unterladinium der Lombardei hat wie vorliegende Art stark retrovers geneigte, gerade Anwachsstreifung auf der Flanke, einen spitz zulaufenden Trichterausschnitt, schwach ausgeprägte Marginalknoten und eine große Nabelweite. Aufgrund dieser Merkmale wird er subjektiv synonym mit vorliegender Art betrachtet.

Beziehungen. – Der stratigraphisch jüngere *Germanonautilus klipsteini* aus dem Unterkarnium der Dolomiten unterscheidet sich vor allem durch zwei Reihen kräftiger, hohler Stacheln auf der Ventralfläche des Phragmokons, außerdem durch einen flacheren, breiter gerundeten Trichterausschnitt sowie durch stärker retrovers geneigte Anwachsstreifen auf der Flanke (Urlichs 2000).

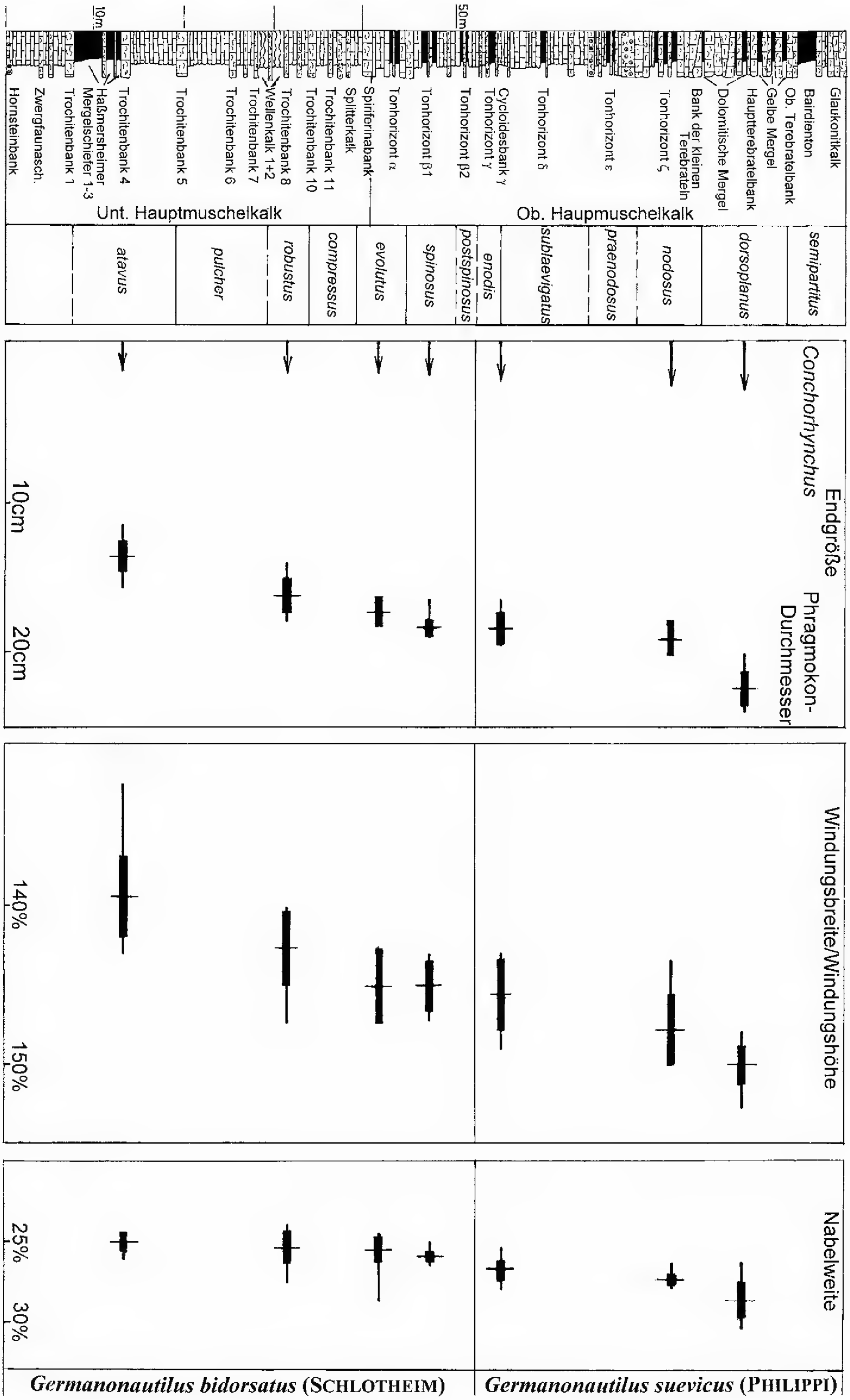
Vorkommen: Nach der revidierten Zonen-Gliederung (Urlichs 1993) kommt *G. suevicus* im Germanischen Oberen Muschelkalk von der *enodis/laevigatus*- bis zur *semipartitus*-Zone (= Unterladinium) vor, außerdem: Unterladinium der Provence und der Lombardei.

3. Zu *Conchorhynchus* und *Rhyncholithes*

Conchorhynchus avirostris und *Rhyncholithes hirundo* gelten seit Quenstedt (1849: 545) als die Kiefer von *Germanonautilus*. Bis jetzt sind jedoch nur wenige *Germanonautilus*-Exemplare mit *Conchorhynchus* oder *Rhyncholithes* in situ in der Wohnkammer gefunden worden (Mundlos 1973; Klug, im Druck).

Bemerkung zur Taxonomie: Bei *Rhyncolite* Biguet (1819: 58) handelt es sich entgegen der Ansicht von Teichert et al. (1964) um ein nomen nullum, da der Name französisch und damit informell ist. Der latinisierte Name *Rhyncolites* (= *Rhyncolithes* d'Orbigny 1825) findet sich ebenfalls bei Biguet (1819: 58). Wie Riegraf & Schmitt-Riegraf (1998: 513) feststellten, ist *Rhyncolithes* ein Homonym von *Rhyncolus* Germar (1817) [IRZN Art 56 (b)], und deshalb wurde *Rhyncolithes* von diesen Autoren durch das angeblich nächst jüngere Synonym *Scaptorrhynchus* Bellardi (1873) ersetzt. Das nächst jüngere verfügbare Synonym ist jedoch *Rhyncholithes* Blainville (1827), die Gattung *Rhyncholus* Say (1831) ist ein jüngeres Homonym.

Bei *Rhyncholithes* läßt sich die Größenzunahme quantitativ nicht belegen. Einerseits ist das Hinterende bei den aus dem Gestein herausgefallenen Exemplaren häufig abgebrochen. Andererseits ist die Spitze bei großen Exemplaren oft abgestumpft, was als Abnutzung gedeutet wird (Müller 1963a: 843; Klug, im Druck). In diesen Fällen kann die ehemalige Gesamtlänge nur annähernd ermittelt werden. Die Vermessung von mehr oder weniger abgekauten *Rhyncholithes*-Exemplaren würde daher zu einem unbrauchbaren Ergebnis führen. Die deutlichen Abnutzungsspuren an der *Rhyncholithes*-Spitze auf der Ventralseite weisen daraufhin, daß diese zu Lebzeiten gegen die Dorsalseite des *Conchorhynchus* gerichtet war (Müller 1974, Abb. 1; Rein 1998, Abb. 12b-c). Hierauf deutet auch die Form der Flügelfortsätze


10m
50m
Glaukonitkalk
Bairdienton
Ob. Terebratelbank
Gelbe Mergel
Hauptterebratelbank
Dolomitische Mergel
Bank der kleinen Terebrateln
Tonhorizont ζ
Tonhorizont ε
Tonhorizont δ
Cycloidesbank γ
Tonhorizont γ
Tonhorizont β2
Tonhorizont β1
Tonhorizont α
Spiriferinabank
Splitterkalk
Trochitenbank 11
Trochitenbank 10
Trochitenbank 8
Wellenkalk 1+2
Trochitenbank 7
Trochitenbank 6
Trochitenbank 5
Trochitenbank 4
Haßmersheimer Mergelschiefer 1-3
Trochitenbank 1
Zwergfaunasch.
Hornsteinbank
Ob. Haupmuschelkalk
Unt. Hauptmuschelkalk
semipartitus
dorsoplanus
nodosus
praenodosus
sublaevigatus
enodis
postspinosus
spinosus
evolutus
compressus
robustus
pulcher
atavus
Endgröße
Conchorhynchus
Phragmokon-Durchmesser
10cm
20cm
Windungsbreite/Windungshöhe
140%
150%
Nabelweite
25%
30%
Germanonautilus bidorsatus (SCHLOTHEIM)
Germanonautilus suevicus (PHILIPPI)

des *Conchorhynchus*, die von der Dorsalseite weg verlaufen (siehe Rutte 1962, Abb. 5; Müller 1974, Abb. 1; Klug im Druck).

Bei *Conchorhynchus* wurde von Mundlos (1973) im Oberen Muschelkalk eine prozentual ähnliche Größenzunahme wie bei *Germanonautilus* festgestellt. Zur Längenangabe eignet sich der häufigere *Conchorhynchus* besser, da er häufig vollständig erhalten ist und Abkauerscheinungen nur auf der meistens von Gestein verdeckten Dorsalseite zu vermuten sind. Von Müller (1963b: 28) wurde eine große Variationsbreite der verkalkten Flügelfortsätze festgestellt. Nach eigenen Beobachtungen variiert die Breite des verkalkten Teils im Verhältnis zur Länge sehr stark. Ursache hierfür mag zum geringen Teil unterschiedliche Deformation sein. Die ursprünglich abgewinkelten Flügelfortsätze von *Conchorhynchus* sind nämlich je nach Kompaktion des umgebenden Gesteins mehr oder weniger stark flach gepreßt. Je nach Verdrückung variiert das Längen/Breiten-Verhältnis. Deshalb wird hier nur die maximale Länge wiedergegeben.

Die maximale Größe von *Conchorhynchus* nimmt parallel zur Größe adulter Exemplare von *Germanonautilus bidorsatus* innerhalb des Oberen Muschelkalks von der *atavus*- bis zur *dorsoplanus*-Zone von 1,9 cm auf 3,0 cm, d. h. um etwa zwei Drittel der Anfangsgröße zu (Abb. 5). Damit wird plausibel gemacht, daß *Conchorhynchus* ein Kiefer von *Germanonautilus* ist (Quenstedt 1849; Mundlos 1973; Klug, im Druck). Bei einem adulten Exemplar aus der *atavus*-Zone (Coll. H. Donà) ist ein *Conchorhynchus* in der Wohnkammer überliefert. Der Phragmokon-Durchmesser beträgt 12,4 cm, der *Conchorhynchus* ist 1,8 cm lang. Der Phragmokon-Durchmesser ist damit etwa sieben mal größer als der *Conchorhynchus* lang ist. Das Verhältnis des Phragmokon-Durchmessers adulter Exemplare zur maximalen Länge von *Conchorhynchus* schwankt in den einzelnen Zonen zwischen 5,9 und 8,6.

Tabelle: Verhältnis vom Phragmokon-Durchmesser adulter Exemplare zur maximalen Größe von *Conchorhynchus*

Zone	Phragmokon-Durchmesser (cm)	maximale Größe *Conchorhynchus* (cm)	*Germanonautilus*/ *Conchorhynchus*
dorsoplanus	19,4–23,0	3,0	6,47–7,67
nodosus	17,3–20,4	2,9	5,97–7,03
sublaevigatus + *enodis*/ *laevigatus*	16,0–18,8	2,5	6,40–7,52
spinosus	16,0–18,2	2,1	7,62–8,67
evolutus	16,0–17,9	2,1	7,62–8,52
compressus und *robustus*	13,7–17,3	2,0	6,85–8,65
atavus	11,3–15,3	1,9	5,90–8,05

Abb. 5. Phylogenetische Größenzunahme sowie Veränderung von Nabelweite und Querschnitt bei *Germanonautilus bidorsatus* (Schlotheim) und *G. suevicus* (Philippi) sowie Größenentwicklung von *Conchorhynchus* im Oberen Muschelkalk (Oberanisium – Unterladinium). Senkrechter Strich: Mittelwert; dicker horizontaler Balken: Standardisierter Mittelwert; dünner Balken: Variationsbreite. Lithostratigraphie nach Villinger & Fleck (1995), Zonengliederung nach Urlichs (1993).

4. Ergebnis

Folgende Ergebnisse werden festgehalten:

1. Ontogenie: Im Gegensatz zu MUNDLOS & URLICHS (1984) nimmt die Nabelweite im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung anfangs nur geringfügig zu und steigert sich dann vor allem auf der letzten Windung (Abb. 1). Damit ist allometrisches Wachstum auch bei *Germanonautilus* vorhanden. Das Verhältnis Breite zur Höhe bleibt dagegen während der Ontogenie konstant (Abb. 2). Lediglich auf den innersten Windungen, beim Übergang vom runden Querschnitt zum breit trapezförmigen, ist der Querschnitt geringfügig schmäler.

2. Phylogenie: Bei dem von der *atavus*- bis in die *postspinosus*-Zone nachgewiesenen *Germanonautilus bidorsatus* ist folgender innerartlicher Trend vorhanden: Der Querschnitt wird bei Exemplaren aus stratigraphisch jüngeren Schichten breiter, die Nabelweite nimmt etwas zu, und der Nabel wird deutlicher trichterförmig. Außerdem nimmt der Mittelwert des Phragomokon-Durchmessers adulter Exemplare allmählich von 13,3 cm auf 17,7 cm, d.h. um etwa ein Drittel, zu. Beim Übergang zu *Germanonautilus suevicus,* zwischen *postspinosus*- und *enodis/laevigatus*-Zone, setzt sich der Entwicklungstrend fort, es ist keine abrupte Änderung des Gehäusedurchmessers festzustellen (Abb. 5).

Die typischen Merkmale von *G. suevicus*, nämlich die Form von Ventralbereich und Anwachsstreifung, treten plötzlich an der Basis der *enodis/laevigatus*-Zone auf. Dieser Übergang erfolgt zur gleichen Zeit wie der Faunenschnitt bei *Ceratites.* Nachfolgend verändert sich *Germanonautilus suevicus* von der *enodis/laevigatus*-Zone bis in die *semipartitus*-Zone nur sehr langsam, der bei der Vorgängerart beobachtete Trend setzt sich damit fort. Der Querschnitt wird breiter und der Nabel noch deutlicher trichterförmig. Außerdem nimmt die Nabelweite weiter geringfügig zu. Parallel dazu nimmt der Mittelwert der Endgröße adulter Phragmokone von 17,6 cm in der unteren *enodis/laevigatus*-Zone auf maximal 21,6 cm in der *dorsoplanus*-Zone, d.h. um etwa ein Viertel, zu (Abb. 5). Damit sind bei *Germanonautilus* zur Zeit des Oberen Muschelkalks graduelle Veränderungen von Gehäuseform und Beknotung sowie punktuelle Veränderungen der Anwachsstreifen und Ausbildung der Ventralseite vorhanden. Graduelle Übergänge sind bei vielen anderen Evolutionsreihen, wie z.B. bei Foraminiferen (z.B. BETTENSTAEDT 1962) oder Ammoniten (z.B. BRINKMANN 1929), bekannt.

Innerhalb der Abfolge von *Germanonautilus bidorsatus* zu *G. suevicus* nimmt die Endgröße kontinuierlich zu (Cope'sche Regel, z.B. STANLEY 1973). Auch beim Übergang zwischen den beiden Arten wurde keine sprunghafte Größenänderung beobachtet. Damit handelt es sich hier tatsächlich um eine Evolutionsreihe. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten *Germanonautilus bidorsatus* und *G. suevicus* sind größer als zwischen den verschiedenen rezenten *Nautilus*-Arten, und somit ist ihre Unterscheidung gerechtfertigt. Die von der phylogenetischen Systematik (nach der kladistischen Methode Hennigs) geforderte Dichotomie als Voraussetzung zur Entstehung neuer Arten ist hier nicht vorhanden.

3. Der Unterkiefer von *Germanonautilus*: *Conchorhynchus* ist aufgrund des Größenverhältnisses zu *Germanonautilus* der zugehörige Unterkiefer. Parallel zu den Größenänderungen bei *Germanonautilus* nimmt die Endgröße von *Conchorhynchus* innerhalb des Oberen Muschelkalks ebenfalls um zwei Drittel zu.

5. Literatur

BETTENSTAEDT, F. (1962): Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. – Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **31**: 385–460, 18 Abb.; Hamburg.

BIGUET, F. (1819): Considérations sur les bélemnites, suivie d'un essai de bélemnitologie synoptique. 63 S., 1 Taf.; Lyon (Kindelem). – [Nur in der Bibliothek des Natural History Museum London nachgewiesen]

BLAINVILLE, H. M. D. DE (1827): Mémoire sur les bélemnites considerées zoologiquement et géologiquement. 136 S., 5 Taf.; Paris & Strasbourg (Levrault).

BRINKMANN, R. (1929): Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. – Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N.F., **13**/3: 1–249, 5 Taf., 56 Abb.; Göttingen.

COLLINS, D. & WARD, P. D. (1987): Adolescent Growth and Maturity in *Nautilus*. – Topics Geobiol., **6**: 421–432, 9 Abb.; New York.

DEPPE, A. (1965): Bemerkenswerte Fossilien aus Muschelkalk, Keuper, Jura und Kreide von Bielefeld. – Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld, **17**: 8–16, Taf. 1–12; Bielefeld.

DZIK, J. (1984): Phylogeny of the Nautiloidea. – Palaeontologica Polonica, **45**: 1–219, 47 Taf., 72 Abb.; Warszawa & Kraków.

GOY, A. & MARTINEZ, G. (1996): Nautiloideos del Triásico Medio en la Cordillera Ibérica y en la parte oriental de las Cordilleras Béticas. – Cuadernos Geol. Ibérica, **20**: 271–300, 6 Taf., 3 Abb.; Madrid.

KLUG, C. (im Druck): Morphology, function and taphonomy of nautiloid mandibles from the Middle Triassic of Southern Germany.

MOJSISOVICS, E. VON (1873, 1875, 1902): Das Gebirge um Hallstatt. 1. Abtheilung. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. 1. Band. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **6**/1, 1. Lief. (1873): 1–82, Taf. 1–32; 2. Lief. (1875): 83–174, Taf. 33–70; 3. Lief. (Supplement, 1902): 175–356, Taf. 1–23; Wien.

– (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **10**: 1–320, Taf. 1–94; Wien.

MÜLLER, A. H. (1963): Über Rhyncholithen aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens. – Geologie, **12**: 842–847, 12 Abb., 3 Taf., 1 Tab.; Berlin. – [1963a]

– (1963): Über Conchorhynchen (Nautil.) aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens. – Freiberger Forschungsh., C, **164**: 5–32, 25 Abb.; Leipzig. – [1963b]

– (1970): Über Lobendrängung und Ähnliches bei Ammoniten (Cephalopoda), insbesondere Ceratiten. – Mber. Deutsch. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **12**: 374–390, 2 Taf., 11 Abb.; Berlin.

– (1974): Über den Kieferapparat fossiler und rezenter Nautilida (Cephalopoda) mit Bemerkungen zur Ökologie, Funktionsweise und Phylogenie. – Freiberger Forschungsh., C, **298**: 7–17, 2 Taf., 6 Abb.; Leipzig.

MUNDLOS, R. (1973): Ist *Conchorhynchus* ein Ceratiten-Kiefer? – Paläont. Z., **47**: 156–162, 4 Abb.; Stuttgart.

MUNDLOS, R. & URLICHS, M. (1984): Revision von *Germanonautilus* aus dem germanischen Muschelkalk (Oberanis – Ladin). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **99**: 1–43, 5 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

ORBIGNY, A. DE (1825): Notice sur les becs des Céphalopodes fossiles. – Ann. Sci. Natur., **5**: 211–221, Taf. 6; Paris.

PARNES, A. (1986): Middle Triassic cephalopods from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt). – Geol. Survey Israel, Bull. **79**: 9–59, 23 Taf., 5 Abb.; Jerusalem.

PATZELT, G. (1995): Beobachtungen zur Fossilisation von *Germanonautilus* (Nautiliden, Mitteltrias). – Mühlhäuser Beitr., **18**: 19–34, 5 Abb.; Mühlhausen.

QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Cephalopoden. Petrefactenkunde Deutschlands, 1. Abt. 1845: 1–104, Taf. 1–6; 1846: 105–184, Taf. 7–12; 1847: 185–264, Taf. 13–18; 1848: 265–472, Taf. 19–30; 1849: 473–580, Taf. 31–36; Tübingen (Fues).

REIN, S. (1997): Biologie und Lebensweise von *Germanonautilus* MOJSISOVICS 1902, Teil I: Das Schwimmvermögen von *Germanonautilus*. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **12**: 43–51, 12 Abb.; Schleusingen.

– (1998): Biologie und Lebensweise von *Germanonautilus* MOJSISOVICS 1902. Teil II: Ontogenie, Ernährung und Ökologie von *Germanonautilus*. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **13**: 3–14, 14 Abb.; Schleusingen.

– (1999): On the swimming abilities of *Ceratites* De Haan and *Germanonautilus* Mojsisovics from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic). – Freiberger Forschungsh., C, **481**: 39–47, 7 Abb.; Freiberg.

Riegraf, W. & Schmitt-Riegraf, C. (1998): Supplementum ad mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et Rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). – Fossilium Catalogus Animalia, **135**: 512–519; Leiden.

Rossi Ronchetti, C. (1960): Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). II. Cefalopodi ladinici del Gruppo delle Grigne. – Riv. Ital. Paleont. Stratigr., **66**: 1–64, 8 Taf.; Milano.

Rutte, E. (1962): Der Kieferapparat triassischer Nautiloiden. – Paläont. Z., **36**: 79–92, Taf. 8; Stuttgart.

Schmiedl, G. (1989): Ein Nautiliden-Fund aus dem Oberen Wellenkalk (mu 3) von Böttigheim (Unterfranken). – Der Aufschluss, **40**: 165–168, 3 Abb.; Heidelberg.

Singer, V. (1991): *Germanonautilus* aus dem Muschelkalk Thüringens und des Subherzyns. – Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen, **6**: 70–74, 3 Abb.; Schleusingen.

Stanley, S. M. (1973): An Explanation for Cope's Rule. – Evolution, **27**: 1–26, 8 Abb.; Lawrence/Kansas.

Teichert, C., Moore, R. C. & Zeller, D. E. N. (1964): Rhyncholites. – *In*: Moore, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K, Mollusca 3: K467-K484; Lawrence/Kansas.

Urlichs, M. (1997): Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten. – *In*: Hagdorn, H. & Seilacher, A. (Hrsg.): Muschelkalk / Schöntaler Symposium. Sonderbd. Ges. Naturk. Württemberg, **2**: 153–156, 1 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1998): Der Muschelkalk-Golf – ein mitteleuropäisches Binnenmeer. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Vom Schwarzwald zum Ries. Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, **2**: 45–56, Abb. 3.1–3.23; München (Pfeil).

– (2000): *Germanonautilus* aus dem Unterkarnium der Dolomiten. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **291** 1–13, 6 Abb.; Stuttgart.

Villinger, E. & Fleck, W. (1995): Symbolschlüssel Geologie (Teil 1) und Bodenkunde Baden-Württemberg. – Informationen Geologisches Landesamt Baden-Württemberg, **5**: 1–69; Freiburg.

Ward, P. D. (1985): Periodicity of chamber formation in chambered cephalopods: Evidence from *Nautilus macromphalus* and *Nautilus pompilius*. – Paleobiology, **11**: 438–450, 7 Abb.; Chicago.

Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 297 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. M. Urlichs, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart.
E-mail: urlichs@gmx.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 293	24 p., 10 fig.	Stuttgart, 29. 9. 2000

Nouvelles données ostéologiques et phylogénétiques sur *Palaeonotopterus greenwoodi*, notoptéridé (Teleostei, Osteoglossomorpha) du Cénomanien inférieur continental (Crétacé) du Maroc

New osteological and phylogenetic data on *Palaeonotopterus greenwoodi*, notopterid (Teleostei, Osteoglossomorpha) from the continental Lower Cenomanian (Cretaceous) of Morocco

Par Louis Taverne, Bruxelles

Avec 10 figures

Summary

The author provides new osteological and phylogenetic informations about *Palaeonotopterus greenwoodi*, a notopterid from the continental Lower Cenomanian of Morocco. He studies the pleurosphenoids, the basisphenoid, the enlarged parasphenoid and lingual plate, the sphenotics, the prootics and the *pars jugularis*, the basioccipital, the myodome and the inner ear. He defines many new autapomorphies of the Moroccan genus and specifies the characters separating the four modern notopterid genera from the fossil one. He shows that *Palaeonotopterus* and the recent Notopteridae represent the sister-group of a clade including the Mormyridae and Gymnarchidae. He compares *Palaeonotopterus* and *Plethodus*, a marine Cretaceous tselfatiiform teleost with enlarged parasphenoid and lingual plate, proving that they are not related together. However, *"Plethodus" libycus* from the continental Lower Cenomanian of Egypt does not belong to the genus *Plethodus*, and is probably a synonym of *Palaeonotopterus greenwoodi.*

Résumé

L'auteur fournit de nouvelles informations ostéologiques et phylogénétiques relatives à *Palaeonotopterus greenwoodi*, un notoptéridé du Cénomanien inférieur continental du Maroc. Il étudie les pleurosphénoïdes, le basisphénoïde, le parasphénoïde et la plaque linguale élargis, les sphénotiques, les prootiques et la *pars jugularis*, le basioccipital, le myodome et l'oreille interne. Il définit de nombreuses autapomorphies nouvelles du genre marocain et spécifie les caractères qui séparent les quatre genres de notoptéridés modernes du genre fossile. Il montre que *Palaeonotopterus* et les Notopteridae récents représentent la lignée-sœur d'un clade qui réunit les Mormyridae et les Gymnarchidae. Il compare *Palaeonotopterus* et *Plethodus*, un téléostéen tselfatiiforme du Crétacé marin à parasphénoïde et plaque linguale élargis, prouvant qu'ils ne sont pas apparentés. Cependant, *«Plethodus» libycus* du Cénomanien inférieur continental de l'Egypte n'appartient pas au genre *Plethodus* et est probablement un synonyme de *Palaeonotopterus greenwoodi.*

1. Introduction

Des restes très fragmentaires de poissons ont été mis au jour il y a longtemps déjà dans les gisements du Cénomanien inférieur continental de la région des Kem-Kem, au sud-est du Maroc (Tabaste 1963). Ces dernières années, de nouvelles fouilles dans la région ont permis d'améliorer considérablement la connaissance de cette ichthyofaune riche et variée dont l'étude reste encore en grande partie à faire (Schaal et al. 1996; Dutheil 1996, 1999a, b; Forey 1997; Forey & Grande 1998; Taverne & Maisey 1999).

Le notopteridé *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997 est assurément l'une des découvertes majeures réalisées lors de ces fouilles récentes puisqu'il augmente l'antiquité de cette famille de téléostéens ostéoglossomorphes d'environ 32 millions d'années, la plus ancienne manifestation connue jusqu'alors des Notopteridae remontant à la limite Crétacé-Tertiaire dans les Trapps du Deccan (Singh Rana 1988). Ce poisson n'était connu jusqu'ici que par deux neurocrânes partiels (Forey 1997; Taverne & Maisey 1999).

Du matériel nouvellement récolté fait en ce moment l'objet d'une étude complémentaire (Cavin & Forey sous presse). Outre des fragments de neurocrânes, ces deux auteurs ont aussi pu décrire un grand morceau de l'hyomandibulaire, le vaste supratemporal qui couvre la fosse temporale et porte une commissure sensorielle extrascapulaire toute entière enfermée dans un canal osseux comme chez les Mormyridae, ainsi que les premières vertèbres et quelques côtes de *P. greenwoodi*, montrant notamment que le corps en «lame de couteau», typique des Notopteridae actuels, existait déjà chez l'espèce fossile.

Les collections du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart contiennent également plusieurs fragments céphaliques de ce poisson qui avaient été déterminés auparavant comme *Plethodus libycus* Weiler, 1935. Ces morceaux de crânes améliorent considérablement nos connaissances ostéologiques relatives à *Palaeonotopterus greenwoodi* et méritent donc d'être publiés. L'étude de ce matériel fait l'objet du présent article.

Matériel et méthodes

Les fossiles étudiés ci-dessous appartiennent au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart, Allemagne (SMNS), au Natural History Museum de Londres, Angleterre (NHML) et au Booth Museum of Natural History de Brighton, Angleterre (BMNHB).

Palaeonotopterus greenwoodi

SMNS N° 59690: la base d'un neurocrâne comprenant le basisphénoïde, le parasphénoïde et les prootiques.
SMNS N° 59691: une plaque linguale (= dermobasihyal + basihyal + dermobasibranchiaux + basibranchiaux + hypobranchiaux des deux premiers arcs).
SMNS N° 59693: un basioccipital.
SMNS N° 80408: la région postorbitaire d'un neurocrâne.

Les fragments SMNS N° 59690, 59691 et 59693 s'adaptent parfaitement les uns aux autres. Il n'est pas douteux qu'ils appartiennent au crâne d'un même individu.

Ces quatre pièces proviennent des grès rouges infracénomaniens continentaux de la région des Kem-Kem (Maroc).

Plethodus expansus

BMNHB N° 007296: (holotype) une plaque linguale (dermobasihyal + dermobasibranchiaux) provenant du Middle Chalk (Turonien) de Malling, Lewes, East Sussex (Angleterre).

BMNHB N° 008254: un prémaxillaire provenant du Chalk (Cénomano-Turonien) du Sussex (Angleterre).

NHML N° P. 35369: une plaque linguale provenant de la Upper Greensand Formation (Cénomanien inférieur) de Cambridge (Angleterre).

NHML N° P. 38585 et P. 39091: deux parasphénoïdes provenant du Lower Chalk (Cénomanien) du Kent (Angleterre).

NHML N° P. 46392: une plaque linguale provenant du Chalk (Crétacé supérieur) du S. Wiltshire (Angleterre).

NHML N° P. 49926: deux grands fragments de prémaxillaire provenant du Lower Chalk (Cénomanien) de Dorking Pit, Sussex (Angleterre).

Plethodus oblongus

BMNHB N° 007300: (holotype) une plaque linguale provenant du Lower Chalk (Cénomanien) du Sussex (Angleterre).

BMNHB N° 007301: un crâne presque complet provenant du Lower Chalk (Cénomanien) du Sussex (Angleterre).

NHML N° P. 39052: une plaque linguale provenant du Lower Chalk (Cénomanien) de Burham, Kent (Angleterre).

NHML N° P. 49895: un crâne presque complet provenant du Lower Chalk (Cénomanien) de Dorking, Surrey (Angleterre).

Plethodus pentagon

NHML N° P. 4176a (holotype), 12894, 47947: trois plaques linguales provenant du Lower Chalk (Cénomanien) de Burham, Kent (Angleterre).

NHML N° P. 5626: fragment de parasphénoïde provenant du Lower Chalk (Cénomanien) du Kent (Angleterre).

Le matériel a été examiné au moyen d'un stéréomicroscope WILD M5 et les dessins réalisés par l'auteur à l'aide d'une chambre claire (camera lucida).

Remerciements

J'exprime ma vive reconnaissance au Dr. Ronald Böttcher du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart pour le prêt des restes de *Palaeonotopterus greenwoodi* conservés dans son laboratoire et pour m'en avoir confié l'étude. Je remercie également le Dr. Peter Forey et feu le Dr. Colin Patterson du Natural History Museum de Londres et le Dr. John Cooper du Booth Museum of Natural History de Brighton de m'avoir permis l'examen du matériel relatif au genre *Plethodus*.

2. Description

L'étude qui suit se limite volontairement aux parties du crâne qui n'ont pas été décrites ou qui l'ont été incomplètement dans les travaux de FOREY (1997) et de TAVERNE & MAISEY (1999). J'envisagerai donc les pleurosphénoïdes, le basisphénoïde, le parasphénoïde, la plaque linguale, les sphénotiques, les prootiques, le complexe de la *pars jugularis* et de la chambre trigémino-faciale, le basioccipital, le myodome, l'intercalaire et le relief intracrânien en relation avec les organes de l'oreille interne. Pour les autres structures ostéologiques crâniennes de *Palaeonotopterus greenwoodi*, je renvoie le lecteur aux deux publications précitées et à CAVIN & FOREY (sous presse). L'interprétation des différents foramens crâniens suit les données fournies par TAVERNE (1978) à propos des Notopteridae actuels.

Le crâne SMNS N° 80408 permet de compléter la description que FOREY (1997) et TAVERNE & MAISEY (1999) donnent des **pleurosphénoïdes** (Fig. 1, 2). Seules les

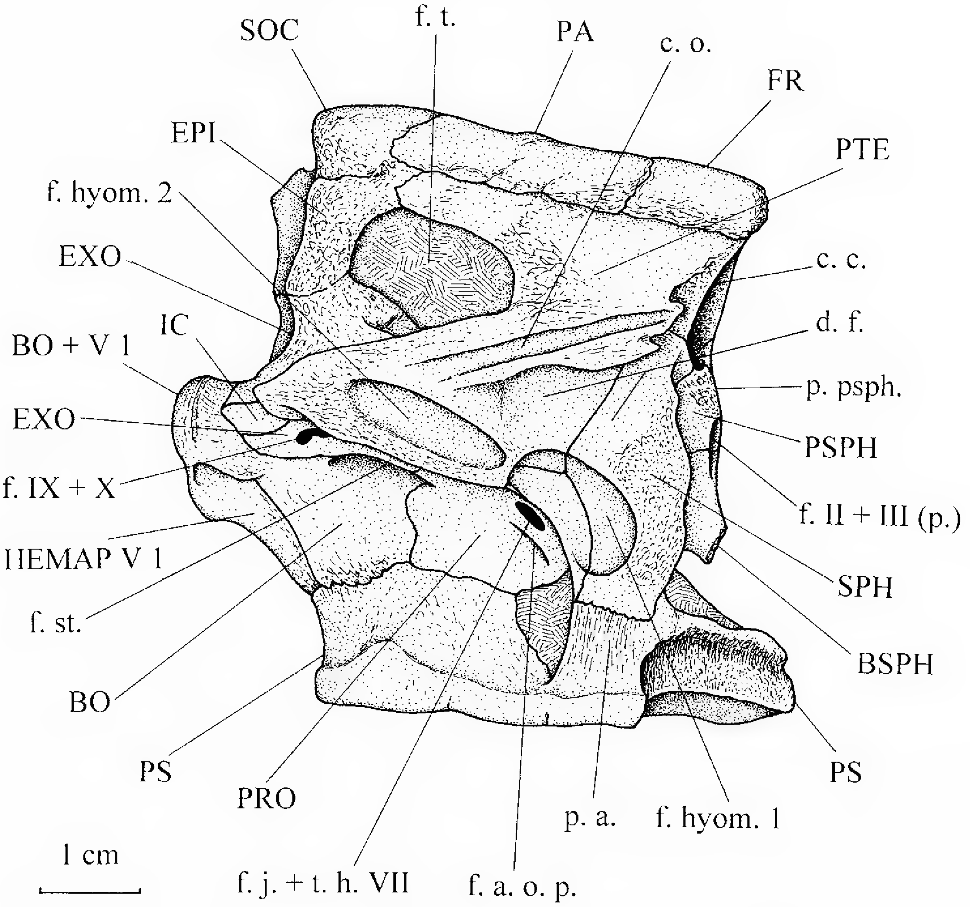


Fig. 1. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Neurocrâne SMNS N° 80408 en vue latérale droite. Seule la région postorbitaire est conservée. La partie antérieure du parasphénoïde est perdue.

parties les plus postérieures des deux os y sont conservées. On observe qu'à ce niveau, la paroi interne de chacun de ces os émet un processus aliforme horizontal qui rejoint son homologue dans le plan sagittal du crâne et s'y soude. Cela forme un pont osseux pleurosphénoïdien qui sépare la cavité cérébrale située dorsalement d'un étage ventral par où passent les nerfs optiques (II) et oculomoteurs communs (III) avant leur émergence hors du neurocrâne par le foramen optique percé entre l'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde (Taverne & Maisey 1999, Fig. 3, 4).

Le **basisphénoïde** (Fig. 1–5) n'était connu que par un très petit fragment (Taverne & Maisey 1999, Fig. 1, 3, 4). Le crâne SMNS N° 80408 en conserve une grande partie, tandis que la pièce SMNS N° 59690 le montre dans sa totalité. C'est une os massif. Ses méningostes bordent la région postérieure du vaste foramen ventral pour les nerfs optiques (II) et oculomoteurs communs (III) et s'articulent dorsalement avec les pleurosphénoïdes et postérieurement avec les prootiques. Son bélophragme descend jusqu'au parasphénoïde avec lequel il s'articule en s'y étalant en une sorte de

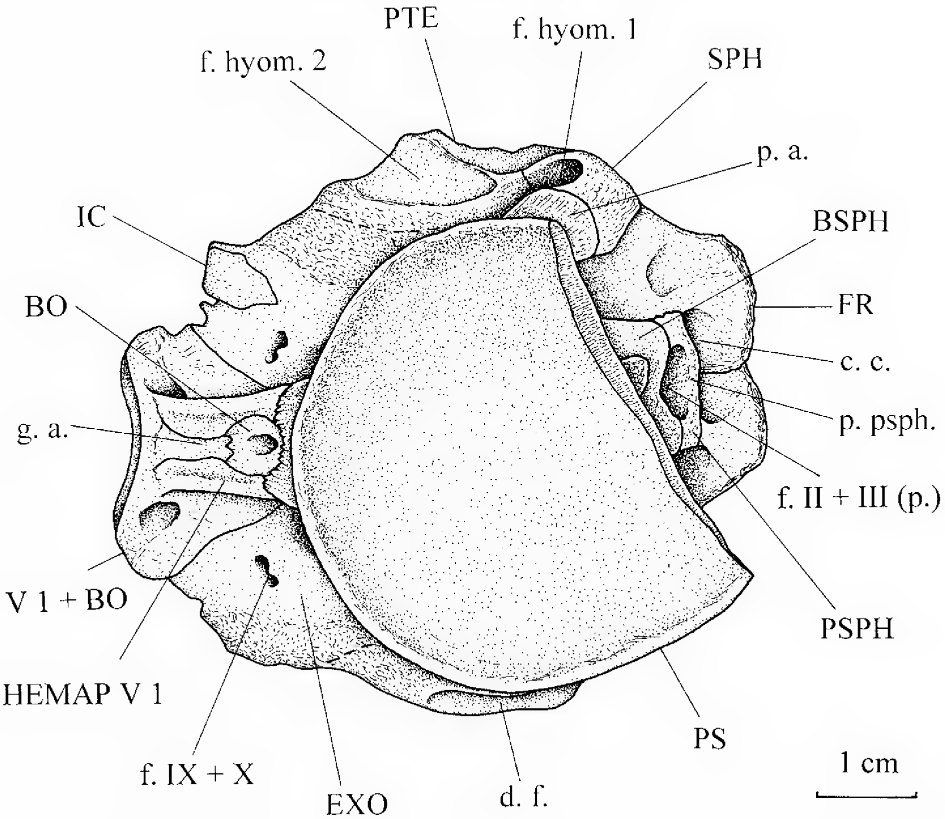


Fig. 2. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Neurocrâne SMNS N° 80408 en vue ventrale. Seule la région postorbitaire est conservée. La partie antérieure du parasphénoïde est perdue.

pied élargi. La fenêtre hypophysaire s'ouvre entre le basisphénoïde et les prootiques et surplombe l'entrée du myodome.

Le **parasphénoïde** (Fig. 1–7) n'était pas conservé sur les deux crânes précédemment décrits. Il forme une vaste et épaisse plaque denticulée de forme ovoïde sur la pièce SMNS N° 59690 et plus arrondie sur le crâne SMNS N° 80408. La largeur maximale de la plaque vaut 71 % de sa longueur chez SMNS N° 59690. Chez SMNS N° 80408, la plaque a perdu sa partie antérieure et ce rapport ne peut donc être calculé. L'extrémité antérieure de la plaque est légèrement pointue et se creuse médio-dorsalement de deux petites rainures qui servent à l'articulation avec le vomer. La surface orale de la plaque est légèrement concave et denticulée. Ces denticules sont globuleux et très petits. Quelques-uns, bien conservés, s'observent sur le pourtour de la plaque. Sur la face orale, par contre, les denticules sont usés et l'on ne voit plus que leurs bases qui dessinent des polygones irréguliers sur toute l'étendue de l'os. L'usure y étant plus marquée, cette disposition en polygones se remarque moins bien sur le parasphénoïde du crâne SMNS N° 80408 que sur celui de la pièce SMNS N° 59690. A mi-longueur de la plaque et de chaque côté, on observe un *processus ascendens* très large, très épais, peu élevé et orné de stries. Il s'articule avec le sphénotique

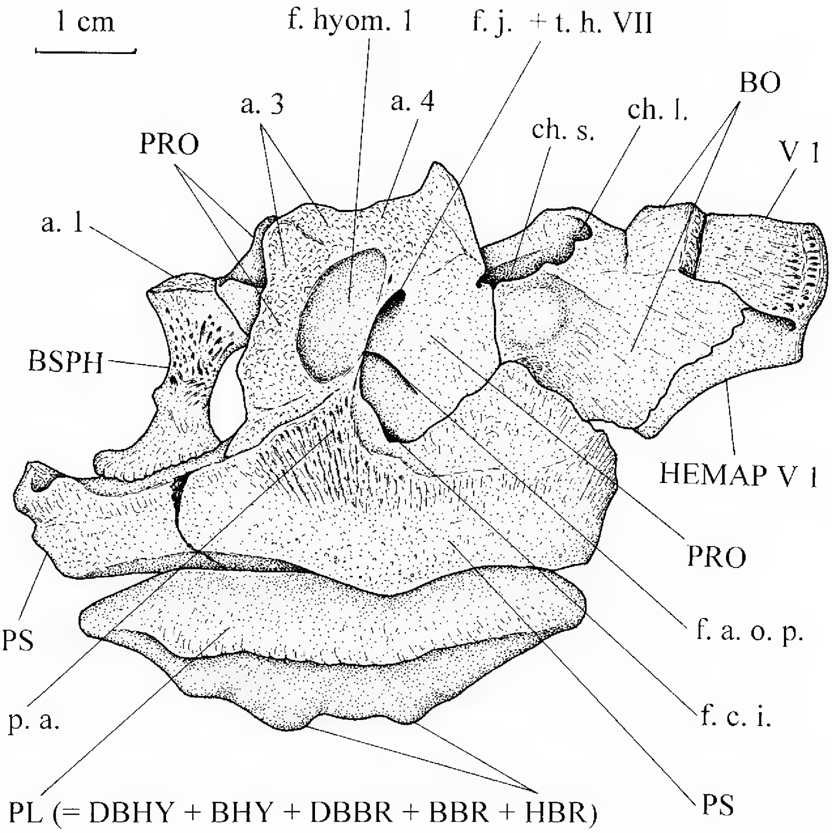


Fig. 3. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Partie postérieure basale d'un neurocrâne (pièces SMNS N° 59690 et 59693) et plaque linguale (SMNS N° 59691) en vue latérale gauche. Le sphénotique manque, ce qui montre la liaison sous-jacente du prootique et du *processus ascendens* du parasphénoïde.

et, sous ce dernier, avec le prootique. Il n'y a pas de processus basiptérygoïde, ni de foramen hypophysaire. En arrière du *processus ascendens* et de chaque côté, la plaque parasphénoïdienne développe une courte aile montante qui s'articule avec le prootique et le basioccipital. Par contre, le parasphénoïde ne présente aucune aile médiodorsale qui aurait pu participer à un septum interoculaire osseux. Dans sa partie la plus postérieure, en arrière de la plaque denticulée, le parasphénoïde remonte presque à la verticale et rejoint le basioccipital. L'os étant brisé sur le crâne SMNS N° 80408, on peut observer la structure interne de la plaque denticulée. L'épaisseur de l'os se divise en trois zones, une très fine couche supérieure d'os compact, une couche moyenne assez étroite d'os tubulaire percé de nombreux petits canaux verticaux irréguliers et une couche inférieure beaucoup plus épaisse d'os compact sur laquelle les denticules sont implantés.

La **plaque denticulée linguale** (Fig. 3, 7) est très épaisse et de forme ovoïde. Sa face orale est légèrement convexe et cette convexité se marque davantage à l'arrière de la pièce qu'à l'avant. Elle s'adapte parfaitement à la plaque denticulée parasphénoïdienne quoique légèrement moins longue que cette dernière. Sa largeur maxima-

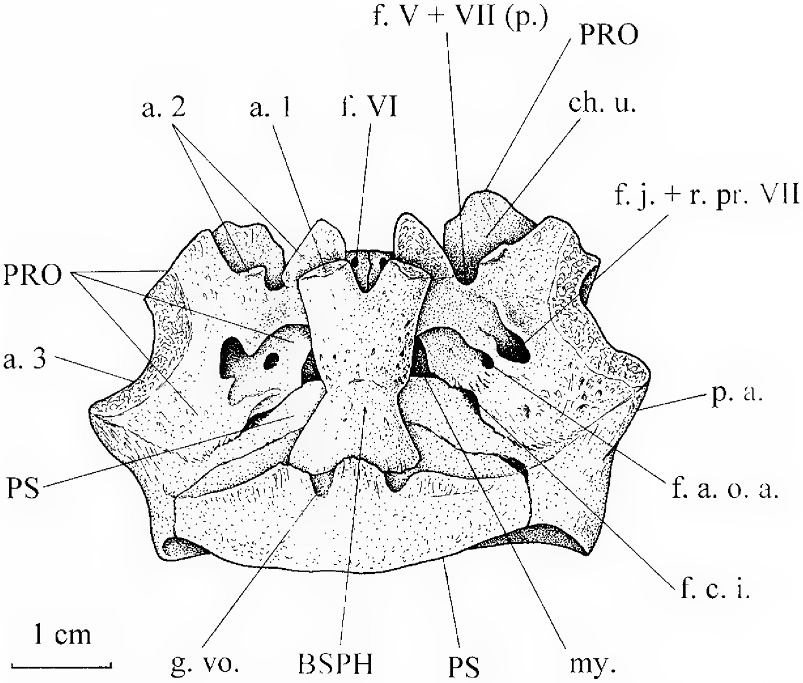


Fig. 4. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Partie postérieure basale d'un neurocrâne (SMNS N° 59690) en vue antérieure. Les sphénotiques manquent.

le vaut 86 % de sa longueur. Comme sur la plaque du parasphénoïde, on observe ici aussi sur la face orale de la plaque un réseau de très petits polygones irréguliers, restes de denticules globuleux usés. L'épaisseur très importante de la pièce fait penser qu'elle se compose non seulement du dermobasihyal et du dermobasibranchial mais aussi du basihyal et du basibranchial, tous ces os étant fusionnés en une pièce unique. A la face ventrale de la plaque, on remarque de chaque côté deux fortes crêtes allongées et obliques qui se font suite. Il ne peut s'agir que des hypobranchiaux des deux premiers arcs soudés, eux aussi, à la plaque linguale.

La plus grande partie des **sphénotiques** (Fig. 1, 2) était perdue chez les deux exemplaires connus (Forey 1997, Fig. 2; Taverne & Maisey 1999, Fig.1, 3, 4). Ils sont, par contre, complets sur le crâne SMNS N° 80408. Le sphénotique est un os de grande dimension. Il descend jusqu'au plancher neurocrânien où il s'articule avec le *processus ascendens* du parasphénoïde, chevauchant ainsi la partie antérieure du prootique. Sa partie la plus dorsale forme avec le ptérotique une *dilatator fossa* peu étendue et peu profonde. Plus bas, l'os se creuse pour former l'énorme fossette articulaire antérieure pour l'hyomandibulaire, fossette à laquelle participe aussi le prootique et, dans une faible mesure, le ptérotique. On observe également une fossette articulaire postérieure pour l'hyomandibulaire plus allongée et plus étroite toute entière creusée dans le ptérotique. L'existence de deux fossettes et leur grande taille impliquent l'important développement de l'hyomandibulaire et la division de sa tête articulaire en deux condyles dont l'antérieur devait être très développé, ce que confirment d'ailleurs les observations faites sur cet os par Cavin & Forey (sous presse).

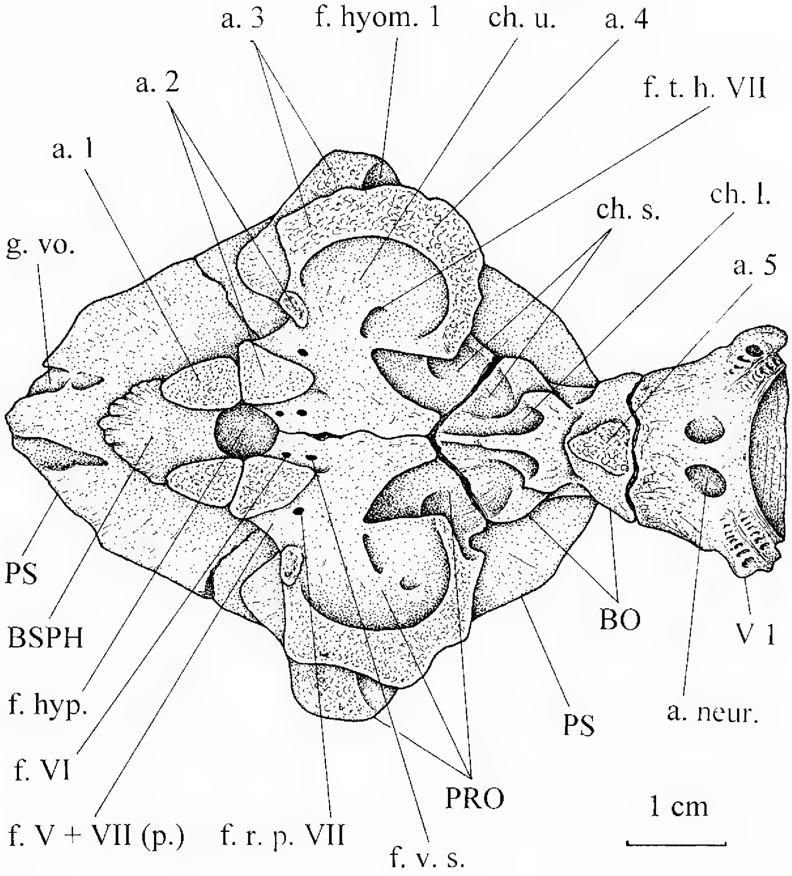


Fig. 5. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Partie postérieure basale d'un neurocrâne (SMNS N° 59690 et 59693) en vue dorsale. Le toit crânien et les sphénotiques manquent, ce qui permet de voir le relief intracrânien en relation avec l'oreille interne.

Les **prootiques** (Fig. 1, 3–6) étaient abîmés sur les deux crânes précédemment étudiés (Forey 1997; Taverne & Maisey 1999) et leur description était donc partielle. En arrière de la fossette articulaire antérieure pour l'hyomandibulaire, la face latérale du prootique est percée de deux ouvertures, l'une dorsale qui est l'orifice postérieur de la *pars jugularis* et qui sert au passage de la veine jugulaire et du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII), l'autre ventrale, étirée en fente et servant à l'entrée de l'artère orbitaire (= carotide externe) dans un petit conduit qui traverse le prootique en dessous de la *pars jugularis.* Plus bas encore, à la limite entre le prootique et le parasphénoïde, on remarque une petite ouverture qui conduit à l'intérieur du myodome et par laquelle passe la carotide interne. Sur la face antérieure du prootique, le long du bord dorsal de l'os, entre les deux zones qui servent à l'articulation avec le pleurosphénoïde, on remarque une encoche. C'est la partie postérieure du grand foramen par lequel émergent le nerf trijumeau (V), le nerf profond (Vbis) et les *rami ophthalmicus* et *buccalis* du nerf facial (VII). La partie antérieure de ce fo-

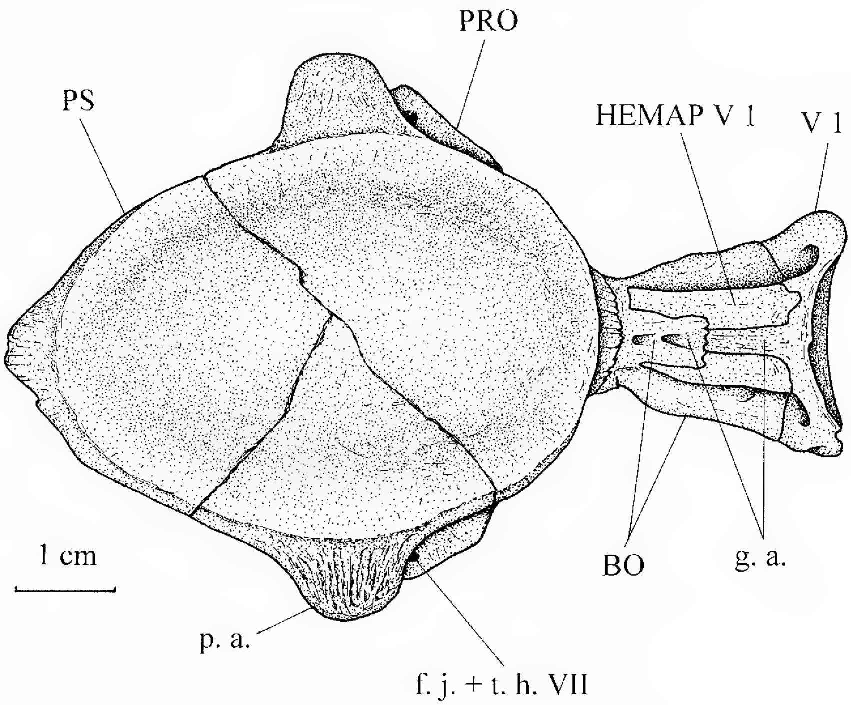


Fig. 6. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Partie postérieure basale d'un neurocrâne (SMNS N° 59690 et 59693) en vue ventrale. Les sphénotiques, les ptérotiques et les exoccipitaux manquent.

ramen est formée par le ptérosphénoïde (Forey 1997, Fig. 2; Taverne & Maisey 1999, Fig. 3, 4). Un peu plus bas sur la face antérieure du prootique, on observe deux foramens proches l'un de l'autre. Le plus grand est situé près de la suture avec le sphénotique; il s'agit de l'ouverture antérieure de la *pars jugularis* qu'empruntent la veine jugulaire et le *ramus pretrematicus* du nerf facial (VII). Le plus petit est situé un peu plus postérieurement, à l'entrée du myodome; c'est l'ouverture antérieure du conduit intraprootique par lequel passe l'artère orbitaire. A l'intérieur du crâne, les deux prootiques se rejoignent sur la ligne médiane, formant le pont osseux qui surplombe le myodome. Au niveau de ce pont, chaque prootique est percé de deux petits foramens qui permettent le passage dans le myodome du nerf oculomoteur externe (VI) et d'un vaisseau sanguin. Un troisième foramen, situé plus latéralement et de l'autre côté de la zone articulaire pour le pleurosphénoïde, perce aussi le pont prootique et transmet le *ramus palatinus* du nerf facial (VII). La face interne du prootique se creuse en une très vaste cuvette arrondie qui loge l'utricule et son *lapillus* ainsi que les ampoules antérieure et externe de l'oreille interne. Au centre de cette cuvette s'ouvre un grand foramen par lequel le *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) entre dans la *pars jugularis*. Le bord de la cuvette représente également la zone d'articulation du prootique avec le sphénotique et le ptérotique. Les faces internes de ces deux derniers os formaient donc très vraisemblablement la paroi latérale de la cuvette. Plus en arrière, au niveau du contact avec le basioccipital, la face interne du prootique se creuse une nouvelle fois pour former la première moitié

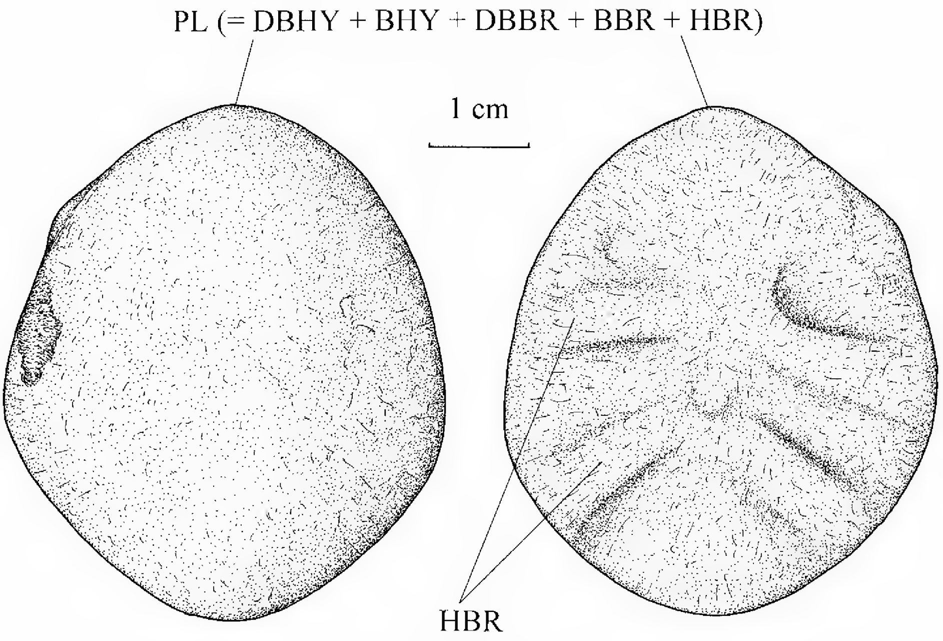


Fig. 7. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. Plaque linguale (= dermobasihyal + basihyal + dermobasibranchial + basibranchial + hypobranchiaux des deux premiers arcs) SMNS N° 59691 en vue dorsale (à gauche) et ventrale (à droite).

de la chambre sacculaire. La région la plus antérieure de cette chambre est rétrécie en un conduit allongé qui atteste que la *sagitta* de *P. greenwoodi* montrait déjà le long et fin processus antérieur typique de cette otolithe chez les Notopteridae (Taverne 1978, Fig. 68, 102, 123; Nolf 1985, Fig. 33F; Singh Rana 1988, Pl. 1, Fig. 6, 7, Pl. 2, Fig. 12a, b, Pl. 3, Fig. 1–5b).

La face interne du **basioccipital** (Fig. 1–3, 5, 6) n'avait pu être décrite par Forey (1997) et Taverne & Maisey (1999). De chaque côté d'une petite crête médio-dorsale, le basioccipital se creuse en une logette qui forme la moitié postérieure de la chambre sacculaire. Une petite crête oblique sépare cette première logette d'une seconde, très petite, qui abrite un minuscule lapillus et son *asteriscus*. Plus en arrière, la face interne du basioccipital montre une zone qui sert à l'articulation des deux exoccipitaux. On ne trouve aucune trace sur le basioccipital de la chambre pour le sac vasculaire posthypophysaire typique des Notopteridae modernes (Taverne 1976, Fig. 1–3; 1978, Fig. 67, 85, 99, 100, 120, 121). Selon les cas, la première vertèbre est articulée de façon rigide (SMNS N° 59693) ou complètement soudée (SMNS N° 80408) au basioccipital. Dorsalement, la première vertèbre est creusée de deux petites fossettes arrondies qui servaient à l'articulation de l'arc neural correspondant. Ventralement, le basioccipital et la première vertèbre délimitent une large gouttière aortique dont les deux bords sont formés par les hémapophyses de cette première vertèbre. Au niveau de cette gouttière, le basioccipital présente un ou deux petits puits pour l'attache de ligaments aortiques. Les processus basioccipitaux décrits par Forey (1977, Fig. 2, 3) comme caractéristiques du genre *Palaeonotopterus* ne sont, en fait, que l'angle de l'articulation de cet os avec le parasphénoïde.

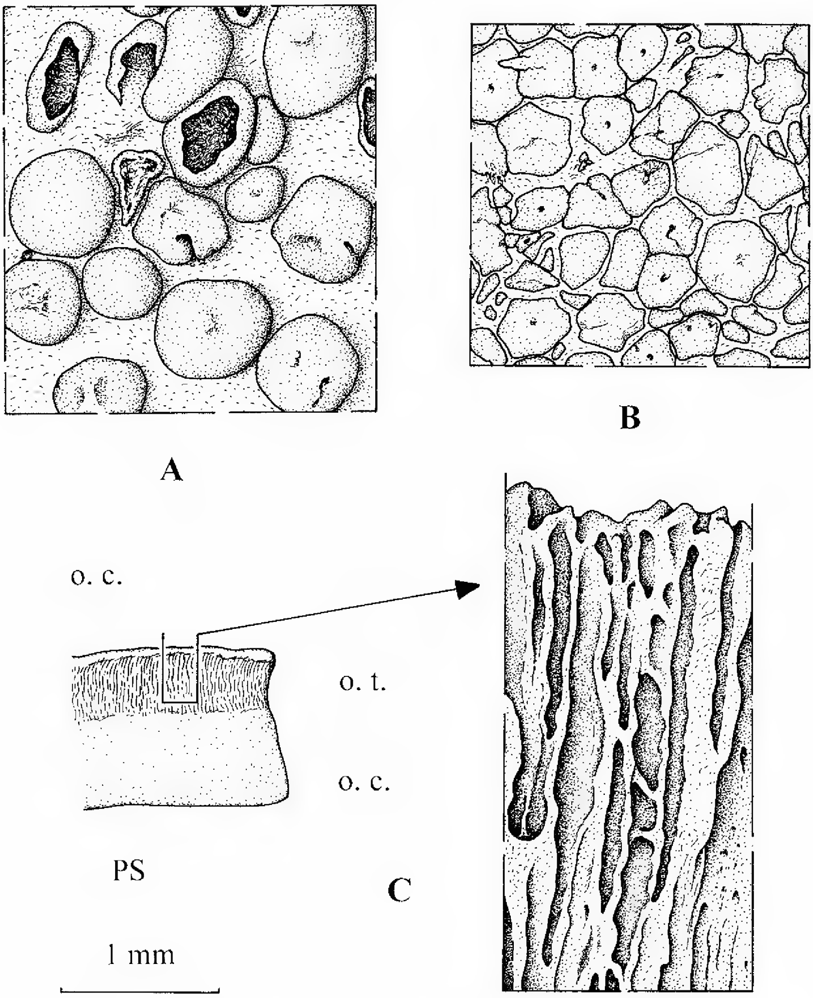


Fig. 8. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. (A): denticules du bord latéral du parasphénoïde de la pièce SMNS N° 59690. (B) traces polygonales laissées par les bases des denticules usés sur la plaque linguale SMNS N° 59691. (C) coupe schématique du parasphénoïde (à gauche) et vue détaillée de la zone d'os tubulaire (à droite) du même os chez le spécimen SMNS N° 80408. L'échelle s'applique à (A), (B) et (C, à droite).

Dans les deux crânes décrits jusqu'ici, les nerfs glossopharyngien (IX) et vague (X) émargent de l'**exoccipital** par des foramens séparés (Forey 1997, Fig. 2; Taverne & Maisey 1999, Fig. 3, 4). Le crâne SNMS N° 80408 présente une situation légérement différente. Les deux foramens confluent mais une petite pointe osseuse du bord antérieur de ce foramen unique marque encore la séparation entre les deux nerfs (Fig. 1, 2).

Le **myodome** (Fig. 4) est vaste. Son entrée se situe de part et d'autre du basisphénoïde. Les prootiques en forment le plafond et les parois latérales et le parasphénoïde le plancher. Il n'y a pas d'ouverture postérieure, le myodome se terminant en un cul-de-sac contre le basioccipital mais sans y pénétrer.

Le crâne SMNS N° 80408 confirme le fait que l'**intercalaire** (Fig. 1, 2) est de petite taille, ne forme pas une *pars jugularis* secondaire ni une membrane osseuse plus ou moins développée et protégeant le diverticule crânien de la vessie natatoire (FOREY 1997, Fig. 2) contrairement au cas des Notopteridae modernes (GREENWOOD 1963, 1973; TAVERNE 1978).

3. Discussion

3.1. *Palaeonotopterus* et les Notopteridae

La présente étude confirme l'appartenance de *Palaeonotopterus* aux Notopteridae puisqu'aux autapomorphies de cette famille déjà connues chez ce fossile (FOREY 1997, Fig. 4; TAVERNE & MAISEY 1999, Fig. 6) s'en ajoute maintenant plusieurs autres:

(1) Le nerf trijumeau (V), le nerf profond (Vbis) et les *rami ophthalmicus* et *buccalis* du nerf facial (VII) émergent du neurocrâne par un vaste foramen percé entre le pleurosphénoïde et le prootique mais sans contact avec la *pars jugularis* (FOREY 1997, Fig. 2; TAVERNE & MAISEY 1999, Fig. 3, 4).

(2) Le frontal est creusé tout au long de son bord latéral d'une gouttière parallèle au canal sensoriel supraorbitaire (FOREY 1997, Fig. 1; TAVERNE & MAISEY 1999, Fig. 1, 2). Cette gouttière abrite un long prolongement antérieur du canal sensoriel otique (= postorbitaire) et fait également la jonction entre les portions antorbitaire et dermosphénotique du canal sensoriel infraorbitaire, réalisant ainsi un canal sensoriel circumorbitaire complet (TAVERNE 1975, Fig. 1). Ce prolongement antérieur du canal otique est un reste de l'ancienne ligne épibranchiale des vertébrés inférieurs (POPLIN 1974) et est porté par le dermosphénotique chez ceux des téléostéens archaïques qui en possèdent encore un rudiment (GREENWOOD 1970, Fig. 2; FOREY 1973, Fig. 6, 32; 1977, Fig. 6, 20; NYBELIN 1974, Fig. 20, 23; TAVERNE 1977, Fig. 2, 9; PATTERSON & ROSEN 1977, Fig. 5, 34). Contrairement au cas des Notopteridae modernes, le canal supraorbitaire de *Palaeonotopterus* demeure séparé de cette gouttière et du canal otique, ce qui est primitif et rappelle le cas des Hiodontiformes où les canaux supraorbitaire et otique ne sont pas en connexion (GREENWOOD 1970, Fig. 1–4; TAVERNE 1977, Fig. 3, 4).

(3) Le processus basiptérygoïde du parasphénoïde est perdu.

(4) Une fenêtre auditive s'ouvre au fond de la fosse subtemporale (FOREY 1997, Fig. 2; TAVERNE & MAISEY 1999, Fig. 1, 3), permettant le contact entre un diverticule crânien de la vessie natatoire et les organes de l'oreille interne

(5) La *sagitta* présente un processus antérieur fin et allongé. La *sagitta* de *Palaeonotopterus* n'est pas connue mais la possession d'un tel processus peut être inférée d'après la forme de la chambre sacculaire qui possède un diverticule antérieur rétréci (Fig. 5).

(6) Le corps est aplati en «lame de couteau» (CAVIN et FOREY, sous presse).

3.2. La diagnose complétée de *Palaeonotopterus*

FOREY (1997, Fig. 4) a défini *Palaeonotopterus* par deux autapomorphies: une paire de processus ventro-latéraux sur le basioccipital et la fusion de la première vertèbre avec ce basioccipital. TAVERNE & MAISEY (1999, Fig. 6) en ont ajouté une troisième: la forte protrusion du massif basioccipital en arrière du neurocrâne.

Les données ostéologiques nouvelles apportées par la présente étude augmentent considérablement le nombre des autapomorphies par lesquelles on peut caractériser *Palaeonotopterus*:

(7) Le parasphénoïde est élargi en une vaste plaque denticulée ovoïde à ronde, à surface orale légèrement concave. Au sein des Osteoglossomorpha, une spécialisation assez similaire est connue chez le mormyridé *Hyperopisus* (TAVERNE 1968a, Fig. 24; 1972, Fig. 35). Chez les Notopteridae récents, le parasphénoïde garde des proportions normales (TAVERNE 1978, Fig. 64, 93, 116).

(8) Le dermobasihyal, le basihyal, les dermobasibranchiaux, les basibranchiaux et les hypobranchiaux des deux premiers arcs fusionnent en une grande plaque denticulée linguale, à surface orale légèrement convexe. Les caractères (7) et (8) sont manifestement liés. Chez le mormyridé *Hyperopisus*, le dermobasihyal et le dermobasibranchial se spécialisent de la même façon (TAVERNE 1972, Fig. 42) mais, dans ce cas, le basihyal, les basibranchiaux et les hypobranchiaux ne s'intègrent pas à la plaque dentée linguale. Chez les Notopteridae modernes, le dermobasihyal et le dermobasibranchial restent séparés l'un de l'autre et le squelette branchial endodermique ne se soude pas aux plaques dentées (NELSON 1968, Fig. 3B; TAVERNE 1978, Fig. 70, 71, 105, 106, 125, 126), ce qui est une condition plus primitive. Chez les Mormyridae, c'est également cette situation primitive qui prévaut chez *Petrocephalus* (NELSON 1968, Fig. 10B; TAVERNE 1969, Fig. 42, 43), tandis que tous les Mormyrinae présentent la fusion du dermobasihyal et du dermobasibranchial (NELSON 1968, Fig. 9A, B; TAVERNE 1968a, Fig. 32, 33; 1968b, Fig. 12, 13; 1969, Fig. 11, 12, 25, 26; 1971a, Fig. 11, 12, 28, 30, 33, 39, 51, 52, 56, 66, 67, 75–77, 80; 1972, Fig. 9, 11, 23, 25, 31, 40, 42, 54, 56, 70, 72, 84, 86).

(9) Les dents des plaques parasphénoïdienne et linguale sont minuscules, globuleuses mais, suite à l'usure, ne laissent en général qu'une trace polygonale irrégulière à la surface de ces plaques.

(10) Les processus hypobranchiaux disparaissent. Ces processus sont présents chez tous les autres ostéoglossomorphes (NELSON 1968, Fig. 3A, 4A, 5A, 6A, 8A; TAVERNE 1968a, Fig. 33; 1968b, Fig. 13; 1969, Fig. 12, 26, 43; 1971a, Fig. 12, 52, 67; 1972, Fig. 11, 25, 56, 72, 86, 109; 1977, Fig. 17, 56, 85, 108, 109, 136; 1978, Fig. 43, 70, 105, 106, 125). La disparition de ces processus est probablement liée au caractère (8).

(11) Le sphénotique est hypertrophié et redescend jusqu'au niveau du plancher neurocrânien où il s'articule avec le *processus ascendens* du parasphénoïde par dessus le prootique. C'est là un mécanisme destiné à renforcer l'articulation de la vaste plaque denticulée parasphénoïdienne avec le reste du neurocrâne. On trouve une évolution similaire chez d'autres Osteoglossomorpha: les Mormyridae (TAVERNE 1968a, Fig. 5, 20A; 1968b, Fig. 2; 1969, Fig. 2, 19, 30; 1971a, Fig. 2, 32, 36, 42, 59; 1971b, Fig. 2; 1972, Fig. 2, 16, 29, 33, 47, 62, 76), les Osteoglossinae (TAVERNE 1977, Fig. 43, 50, 72) et les Phareodontinae (TAVERNE 1978, Fig. 3, 21) mais, là, c'est généralement causé par l'allongement du *processus ascendens* qui rejoint le sphénotique et crée ainsi une fausse *pars jugularis* antérieure à la vraie.

(12) La fossette articulaire pour l'hyomandibulaire se divise en deux parties, l'antérieure très vaste et formée par le sphénotique, le ptérotique et le prootique, la postérieure creusée dans le ptérotique uniquement. La fossette est unique chez les Notopteridae modernes (TAVERNE 1978, Fig. 62, 64, 84, 91, 114, 116) et chez les Mormyridae (TAVERNE 1968a, Fig. 5, 7; 1968b, Fig. 2, 4; 1969, Fig. 2, 4, 19, 21, 30, 32;

1971a, Fig. 2, 4, 32, 42, 44, 59, 61; 1972, Fig. 2, 4, 16, 18, 29, 33, 35, 47, 49, 62, 64, 76, 78).

(13) Les pleurosphénoïdes forment un pont intracrânien en dessous duquel passent les nerfs optiques (II) et oculomoteurs communs (II) avant leur émergence du neurocrâne par un foramen délimité par le basisphénoïde, les pleurosphénoïdes et l'orbitosphénoïde. Un tel pont n'existe pas chez les Notopteridae modernes ni chez les Mormyridae.

(14) La chambre utriculaire creusée dans la face interne du prootique est plus vaste que la chambre sacculaire formée par le prootique et le basioccipital. Chez les Notopteridae récents, la chambre utriculaire située sur le prootique est très petite (Taverne 1978, Fig. 67, 100, 120). Cette logette est bien développée chez les Mormyridae (Taverne 1968a, Fig. 21) mais sans atteindre néanmoins la taille qu'elle a chez *Palaeonotopterus*.

(15) La petite chambre lagénaire creusée dans le basioccipital est distincte de la chambre sacculaire, suite à la présence d'une petite crête osseuse ventrale qui marque la séparation de ces deux structures. Les Notopteridae modernes présentent une chambre sacculo-lagénaire unique dépourvue de crête interne séparant les parties sacculaire et lagénaire (Taverne 1978, Fig. 67, 99, 100, 120), comme c'est le cas d'ailleurs chez les téléostéens primitifs (Taverne 1974, Fig. 15). Chez les Mormyridae, il n'y a plus de chambre sacculaire. Le saccule repose simplement sur la face interne du prootique et de l'exoccipital. Mais il y a, par contre, une logette lagénaire creusée dans la face arrière de l'exoccipital (Taverne 1968a, Fig. 21, 22; 1971a, Fig. 8), ce qui est un caractère spécialisé.

(16) La région du basioccipital qui réalise l'articulation avec le parasphénoïde forme un angle qui génère une paire de processus ventro-latéraux. Ce trait, lié au caractère (7), ne se rencontre pas chez les Notopteridae récents et les Mormyridae où l'articulation de ces deux os n'engendre pas un tel angle sur le basioccipital.

(17) La première vertèbre s'ankylose ou se soude, selon les cas, avec le basioccipital, ce qui ne paraît pas être le cas chez les autres Notopteridae et chez les Mormyridae. Par contre, le même caractère est connu chez les Osteoglossidae *Heterotis* et *Arapaima* (Taverne 1977, Fig. 104, 105, 125, 126).

(18) Le massif osseux formé par le basioccipital et la première vertèbre montre une importante protrusion en arrière du neurocrâne.

(19) Le basioccipital et la première vertèbre concourent tous deux à la formation de la gouttière aortique dont les parois latérales sont réalisées par les hémapophyses de la première vertèbre.

(20) Le ptérotique capture le sommet du canal sensoriel préoperculaire (Forey 1997, Fig. 1).

3.3. *Palaeonotopterus* et les Notopteridae récents

Tant Forey (1977) que Taverne & Maisey (1999) avaient déjà déterminé que *Palaeonotopterus* était plus primitif que les Notopteridae actuels. Les nouveaux renseignements ostéologiques confirment ce point de vue malgré les nombreux caractères spécialisés découverts chez le fossile depuis le moment de la description originale. Les Notopteridae récents diffèrent de *Palaeonotopterus* par de nombreuses autapomorphies absentes chez ce dernier:

(21) L'orbitosphénoïde perd le contact avec le foramen optique. Une évolution parallèle s'observe chez les Mormyridae. L'orbitosphénoïde participe encore au fo-

ramen optique chez certains genres (TAVERNE 1969, Fig. 2, 30; 1971a, Fig. 26, 42, 55, 70–73; 1972, Fig. 16, 29, 47, 62, 76, 80) mais en est exclu chez d'autres (TAVERNE 1968a, Fig. 5; 1968b, Fig. 2; 1970, Fig. 19; 1971a, Fig. 2, 24, 25, 29, 32, 36, 79; 1972, Fig. 2, 33). Chez *Petrocephalus*, le foramen optique reste encore unique et ouvert entre l'orbitosphénoïde et le basisphénoïde (TAVERNE 1969: 68 et Fig. 30). Chez tous les autres Mormyridae il devient pair suite à la constitution d'un septum osseux interorbitaire au sein duquel l'orbitosphénoïde se dédouble (TAVERNE 1968a; 1968b; 1969; 1971a; 1972).

(22) Le canal supraorbitaire s'ouvre partiellement ou complètement en une large gouttière (TAVERNE 1977, Fig. 63, 92, 115). C' est le cas également chez quelques Mormyridae dont *Petrocephalus*, le plus primitif d'entre eux (TAVERNE 1969, Fig. 30,31, 36). Cette situation pourrait donc être l'état plésiomorphe chez ces poissons et la fermeture du canal la condition apomorphe.

(23) Le canal supraorbitaire communique par une ouverture avec la gouttière qui abrite la ligne épibranchiale, réalisant ainsi la jonction avec le canal otique (TAVERNE 1978, Fig. 62, 63, 84, 91, 92, 114, 115). Chez les Mormyridae, le frontal n'offre pas de gouttière pour la ligne épibranchiale et le canal supraorbitaire communique déjà avec le canal otique. Cependant, cette liaison ne s'est pas réalisée par la simple connexion des deux canaux à la limite du frontal et du ptérotique, comme c'est généralement le cas chez les téléostéens. Elle s'est faite, au contraire, comme chez les Notopteridae actuels, grâce à la survivance de la ligne épibranchiale et à une ouverture faisant communiquer le canal supraorbitaire et cette dernière. Cela s'observe clairement chez *Petrocephalus* (TAVERNE 1969, Fig. 30, 31). Le canal supraorbitaire est large, ouvert sur la plus grande partie de son trajet et se termine sur le frontal, près de la limite avec le pariétal, sans rejoindre le canal otique sur le ptérotique. Un large orifice situé dans le partie postérieure du canal supraorbitaire communique avec un petit conduit percé dans le coin latéro-postérieur du frontal et qui abrite un dernier reste de la ligne épibranchiale. Ce conduit aboutit contre le ptérotique et permet ainsi la liaison des canaux supraorbitaire et otique.

(24) La partie basale de la commissure extrascapulaire portée par le supratemporal s'ouvre chez *Xenomystus* et *Papyrocranus* (TAVERNE 1977, Fig. 90, 113), tandis que toute la portion de la commissure portée par le supratemporal est ouverte chez *Notopterus* et *Chitala* (TAVERNE 1977, Fig. 61, 83).

(25) La partie haute de la commissure extrascapulaire est portée par le pariétal (TAVERNE 1977, Fig. 62, 63, 84, 91, 92, 114, 115).

(26) L'intercalaire se développe autour de la veine jugulaire créant une deuxième *pars jugularis* postérieure à la vraie (TAVERNE 1978, Fig. 62, 84, 91, 114).

(27) L'intercalaire couvre partiellement ou totalement le diverticule crânien de la vessie natatoire (GREENWOOD 1963; 1973).

(28) La gouttière creusée sur le ptérotique pour le canal otique s'élargit fortement (TAVERNE 1977, Fig. 62, 84, 114). Chez *Xenomystus*, elle se referme partiellement en un large canal (TAVERNE 1977, Fig. 91).

(29) La chambre sacculo-lagénaire devient beaucoup plus vaste (TAVERNE 1977, Fig. 65, 67, 99, 100, 120, 121).

(30) Une chambre pour le sac vasculaire posthypophysaire se creuse dans le basioccipital (TAVERNE 1976, Fig. 1–3; 1977, Fig. 67, 85, 99, 100, 120, 121).

(31) Le foramen du nerf oculomoteur externe (VI) quitte le pont prootique. Il migre sur le pleurosphénoïde chez *Notopterus* et *Chitala*, emprunte le foramen du

nerf trijumeau (V) chez *Papyrocranus* et s'ouvre entre le prootique et le basisphénoïde chez *Xenomystus* (Taverne 1978, Fig. 62, 64, 66, 84, 91, 98, 99, 100, 114, 116). Le nerf oculomoteur externe (VI) des Mormyridae quitte également le pont prootique (Taverne 1971b, Fig. 2).

(32) Le foramen du *ramus palatinus* du nerf facial (VII) n'est plus situé dans le pont prootique mais émerge du neurocrâne par le même foramen que le *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII). Chez les Mormyridae, le *ramus palatinus* du nerf facial (VII) ne passe pas au travers d'un pont prootique mais emprunte le même foramen que le nerf oculomoteur externe (VI) (Taverne 1971b, Fig. 2).

(33) Le sphénotique ne participe plus à la formation de la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire (Taverne 1978, Fig. 62, 64, 66, 84, 114, 116) sauf chez *Xenomystus* (Taverne 1978, Fig. 91, 93). Cependant, dans ce dernier cas, il pourrait s'agir d'une réversion d'un état apomorphe vers un état plésiomorphe et non pas de la conservation de la situation primitive (voir aussi Taverne 1998, 118, caractère 77). *Xenomystus* montre en effet, un remarquable renflement des intercalaires, du parasphénoïde et des prootiques qui forment, à eux cinq, deux vastes poches destinées à recevoir une paire de diverticules intracrâniens issus de la vessie natatoire (Taverne 1978, Fig. 93, 94, 98, 99, 101, 103). Ce renflement, situé juste sous la fossette, fragilise l'articulation de l'hyomandibulaire sur le neurocrâne. Ramener l'extrémité antérieure de la fossette dans le processus postorbitaire du sphénotique permet, au contraire, de renforcer cette articulation par un meilleur blocage de l'hyomandibulaire. Chez les Mormyridae, on observe également que le sphénotique ne participe plus à la formation de cette fossette (Taverne 1968a, Fig. 5, 7; 1968b, Fig. 2, 4; 1969,

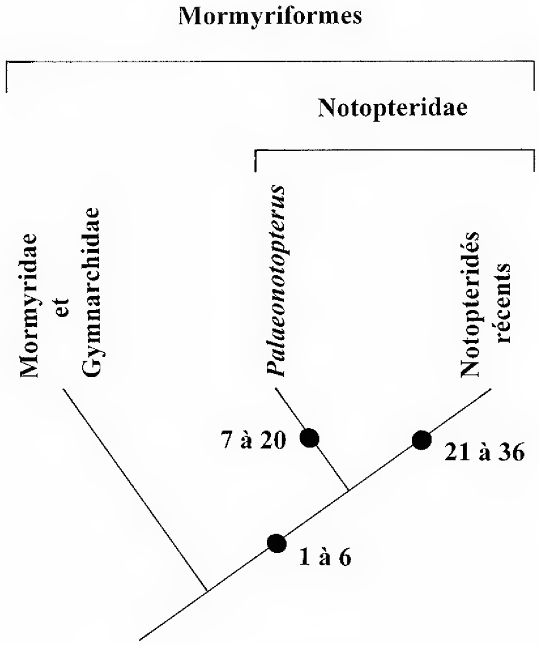


Fig. 9. Les relations phylogénétiques de *Palaenotopterus greenwoodi* Forey, 1997 au sein de l'ordre des Mormyriformes.

Fig. 19, 20, 30, 32; 1971a, Fig. 2, 4, 32, 59, 61; 1972, Fig. 62, 64), même si l'extrémité postérieure du sphénotique touche la fossette dans près de la moitié des genres (TAVERNE 1969, Fig. 2, 4; 1971a, Fig. 42, 44; 1972, Fig. 2, 4, 16, 18, 29, 33, 35, 47, 49, 76, 78).

(34) L'exoccipital participe à la formation de la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire (TAVERNE 1978, Fig. 62, 64, 84, 91, 114, 116). Il en va de même chez les Mormyridae (TAVERNE 1968a, Fig. 5, 7; 1968b, Fig. 2, 4; 1969, Fig. 2, 4, 19, 21, 30, 32; 1971a, 2, 4, 42, 44, 59, 61; 1972, Fig. 2, 4, 16, 18, 29, 33, 35, 47, 49, 62, 64, 76, 78).

(35) Le basihyal et le premier basibranchial demeurent cartilagineux mais subissent une considérable hypertrophie (NELSON 1968, Fig. 3B). Chez les Mormyridae, ces deux pièces sont osseuses, fusionnent et présentent aussi un développement exceptionnel (NELSON 1968, Fig. 9B, 10B, où l'os est appelé premier basibranchial; TAVERNE 1968a, Fig. 32; 1968b, Fig. 12; 1969, Fig. 11, 25, 42; 1971a, Fig. 11, 28, 30, 33, 39, 51, 56, 66, 75, 77, 80; 1972, Fig. 9, 23, 31, 40, 54, 70, 84, où l'os est appelé basihyal).

(36) Le dermobasihyal forme un capuchon osseux qui entoure complètement le basihyal (NELSON 1968, Fig. 3B; TAVERNE 1978, Fig. 70, 105, 125).

Les Notopteridae récents offrent encore beaucoup d'autres autapomorphies (TAVERNE 1998: 119–122) dont on ne peut faire la comparaison avec *Palaeonotopterus* car les structures concernées ne sont pas connues chez ce poisson.

3.4. *Palaeonotopterus* et les Mormyroidei

On remarque donc que les Mormyridae offrent quelques traits spécialisés en commun avec les Notopteridae actuels, les caractères (22), (23), (31), (32), (33), (34) et (35), qui ne sont pas présents chez *Palaeonotopterus*. Cela mène à poser la question de savoir si *Palaeonotopterus* ne serait pas le groupe-frère plésiomorphe d'un clade qui comprendrait les Notopteridae modernes et les Mormyridae ainsi que leur famille-sœur, les Gymnarchidae, plutôt que des Notopteridae récents uniquement. Il faut donc réexaminer ces sept caractères.

Chez les Notopteridae actuels, les apomorphies (31) et (32) sont des conséquences de la régression du pont prootique, elle-même liée au développement du sac vasculaire posthypophysaire, à l'atrophie ou la disparition du myodome et, chez *Xenomystus* et *Papyrocranus*, à l'apparition de chambres intracrâniennes pour les diverticules de la vessie natatoire. Chez les Mormyridae, ces caractères sont le résultat de l'énorme développement de la vésicule auditive (ORTS 1967, Fig. 26–40) et de la disparition du myodome et de la chambre sacculaire qui amènent le pont prootique au contact du parasphénoïde, y interdisant l'ouverture de foramens. Ainsi, les causes des apomorphies (31) et (32) ne sont pas identiques dans les deux familles. Les nouveaux chemins empruntés par le nerf oculomoteur externe (VI) et le *ramus palatinus* du nerf facial (VII) sont aussi totalement différents chez ces deux familles. Les caractères (31) et (32) ne lient donc pas les Mormyridae aux Notopteridae récents.

Chez les Gymnarchidae, famille-sœur des Mormyridae, le sphénotique participe pleinement à la fossette articulaire pour l'hyomandibulaire (TAVERNE 1972, Fig. 91, 93), comme chez *Palaeonotopterus* et les téléostéens primitifs (TAVERNE 1974, Fig. 2, 4). On peut en déduire que l'apomorphie (33) résulte d'une évolution homoplasique chez les Mormyridae et les Notopteridae modernes.

Quant au caractère (34), il se peut qu'il soit la condition primitive chez les Mormyriformes. Chez *Palaeonotopterus*, la fossette d'articulation antérieure, orientée très obliquement, indique que l'hyomandibulaire y subit un mouvement de bascule vers l'avant par rapport à sa situation habituelle chez les Mormyridae et les Notopteridae récents. Cela pourrait expliquer que, chez *Palaeonotopterus*, la fossette d'articulation postérieure glisse de la suture entre le ptérotique et l'exoccipital vers le ptérotique seul.

Un raisonnement similaire peut être tenu à propos du caractère (35). Celui-ci pourrait refléter la situation primitive des Mormyriformes, perdue chez *Palaeonotopterus* par suite du développement d'une vaste plaque linguale et des transformations concomitantes subies par la région hyoïdeo-branchiale .

Il ne subsiste donc que les autapomorphies (22) et (23).

Par contre, *Palaeonotopterus* et les autres Notopteridae présentent tous les apomorphies (1) à (6), absentes chez les Mormyridae.

De celles-ci, seule la (4) pourrait être contestée. En effet, le chondrocrâne du jeune mormyre montre une paire de vastes fenêtres basicapsulaires par lesquelles les vésicules auditives gauche et droite, encore reliées à la vessie natatoire par des pédoncules, entrent dans le neurocrâne (DAGET & D'AUBENTON 1960, Fig. 2–4, 12). Chez le mormyre adulte, la vésicule auditive, intracrânienne et englobée dans les organes de l'oreille interne, perd tout contact avec la vessie natatoire (ORTS 1967). On peut dès lors penser que la fenêtre auditive disparaît secondairement chez ce poisson pour des raisons fonctionnelles. Il n'est plus nécessaire, en effet, d'y ménager un contact entre un diverticule crânien de la vessie natatoire et l'oreille interne via cette fenêtre. D'autre part, un plancher neurocrânien solide et dépourvu d'ouverture constitue un meilleur soutien pour le cerveau hypertrophié et l'oreille très développée du mormyre adulte (ORTS 1967).

Dans ces conditions, la parcimonie commande de considérer également les caractères (22) et (23) comme le résultat d'une évolution convergente au sein des Mormyridae et des Notopteridae actuels, d'inclure *Palaeonotopterus* dans les Notopteridae, de considérer cette famille comme le groupe-frère des Mormyroidei (Mormyridae et Gymnarchidae) et de rejeter l'hypothèse des Mormyridae et des Notopteridae réunis en un clade qui serait apomorphe par rapport à *Palaeonotopterus*.

3.5. *Palaeonotopterus* et *Plethodus*

Le matériel étudié dans le présent travail avait été primitivement déterminé comme *Plethodus libycus* WEILER, 1935, une espèce du Cénomanien inférieur continental d'Egypte connue par une seule plaque parasphénoïdienne (WEILER 1935, Pl. 3, Fig. 21), dont la forme paraît identique à celle de *Palaeonotopterus greenwoodi*. DUTHEIL (1999b: 557) déclare, lui aussi, avoir attribué à *Plethodus* des restes crâniens identiques à ceux de *Palaeonotopterus*. Le problème des relations entre les genres *Palaeonotopterus* et *Plethodus* se pose donc.

Plethodus, un téléostéen marin qui appartient à l'ordre des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes (TAVERNE 2000a: 6) et non pas à la famille des Notopteridae, a fait l'objet d'une récente révision (TAVERNE 2000b). Cette étude a montré son hétérogénéité et a mené à sa division en trois genres particuliers, bien différenciés les uns des autres mais appartenant tous aux Tselfatiiformes. *Plethodus* est ainsi restreint à la seule espèce-type *Plethodus expansus* DIXON, 1850 connue en Angleterre de l'Albien au Turonien. *«Plethodus» oblongus* DIXON, 1850 du Cénomanien anglais diffère considérablement de *P. expansus* et forme un deuxième genre. Quant à *«Plethodus»* *pentagon* Woodward, 1899 du Cénomanien anglais, il représente un troisième genre avec quelques espèces apparentées.

«Plethodus» oblongus est la seule espèce dont le crâne soit complètement connu (Taverne, sous presse, Fig. 3–5). Son ostéologie céphalique est radicalement différente de celle de *Palaeonotopterus*. La fosse temporale y est située sur la face arrière du crâne. Les pariétaux sont étroits mais très étirés en largeur. L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes forment un septum osseux interoculaire avec une aile médio-dorsale du parasphénoïde. Ce dernier os demeure très étroit. La plaque linguale est ovoïde mais proportionnellement moins large que chez *Palaeonotopterus*. Les traces des dents de cette plaque forment un réseau de polygones plus petits et beaucoup plus irréguliers que chez *Palaeonotopterus*. Il est clair que *«Plethodus» oblongus* et *Palaeonotopterus greenwoodi* sont des téléostéens dépourvus de tout lien de parenté.

«Plethodus» pentagon n'est connu que par un fragment de parasphénoïde et des plaques linguales (Woodward 1899, Pl. 13, Fig. 5–7). La portion dentée du parasphénoïde est rectangulaire et modérément élargie. La plaque linguale montre une forme pentagonale allongée. Cela n'évoque guère les pièces correspondantes de *Palaeonotopterus greenwoodi* et n'autorise en aucune façon un rapprochement de ces deux espèces.

Plethodus expansus n'a livré que des restes très partiels, des prémaxillaires ainsi que des plaques parasphénoïdiennes et linguales (Woodward 1889, Pl. 1, Fig. 6; 1899, Pl. 13, Fig. 1–4; Taverne 2000b, Fig. 1A-D). Le reste du crâne est inconnu. Taverne (2000b) a néanmoins pu montrer que cette espèce était proche parente de *Thryptodus zitteli* Loomis, 1900 du Crétacé supérieur marin du Kansas dont le squelette céphalique a fait l'objet d'une bonne description (Loomis 1900, Pl. 21, Fig. 1–10) et qui ne ressemble en rien au crâne des Notopteridae.

Les contours des plaques parasphénoïdienne et linguale de *Plethodus expansus* et de *Palaeonotopterus greenwoodi* et les formes des denticules qui les couvrent sont similaires. On comprend aisément qu'on puisse les confondre au vu d'un examen superficiel. Pourtant, les différences sont nombreuses.

Chez *Plethodus expansus*, la face dorsale du parasphénoïde est ornée d'une crête médio-dorsale qui rejoint l'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes pour former un septum osseux interoculaire (Fig. 10C), comme chez tous les Tselfatiiformes. Même brisée par la fossilisation, cette crête laisse toujours la trace de sa base (Woodward 1899, Pl. 13, Fig. 2a, 3; obs. pers.). Une telle crête n'existe pas chez *Palaeonotopterus greenwoodi*, pas plus que le septum interoculaire (Fig. 10A). Chez ce poisson, on observe, par contre, de chaque côté, à l'arrière de la face dorsale du parasphénoïde une légère surélévation au niveau de la suture avec le prootique et le basioccipital (Fig. 10B). Le *processus ascendens* du parasphénoïde est modérément développé et situé à l'arrière de la plaque chez *Plethodus expansus*, tandis qu'il est épais et situé à mi-longueur de la plaque chez *Palaeonotopterus greenwoodi* (Fig. 10A).

La plaque linguale de *Plethodus expansus* est peu épaisse. Sa face ventrale est concave et dépourvue de tout relief particulier, ce qui indique qu'elle se compose uniquement du dermobasihyal et du dermobasibranchial (Fig. 10F) mais n'incorpore pas le basihyal, ni le basibranchial ni les hypobranchiaux des deux premiers arcs. La plaque linguale de *Palaeonotopterus greenwoodi* est très épaisse. Sa face ventrale est convexe et ornée de reliefs qui montrent qu'elle résulte de la fusion du dermobasihyal, du basihyal, du dermobasibranchial, du basibranchial et des hypobranchiaux des deux premiers arcs (Fig. 10E).

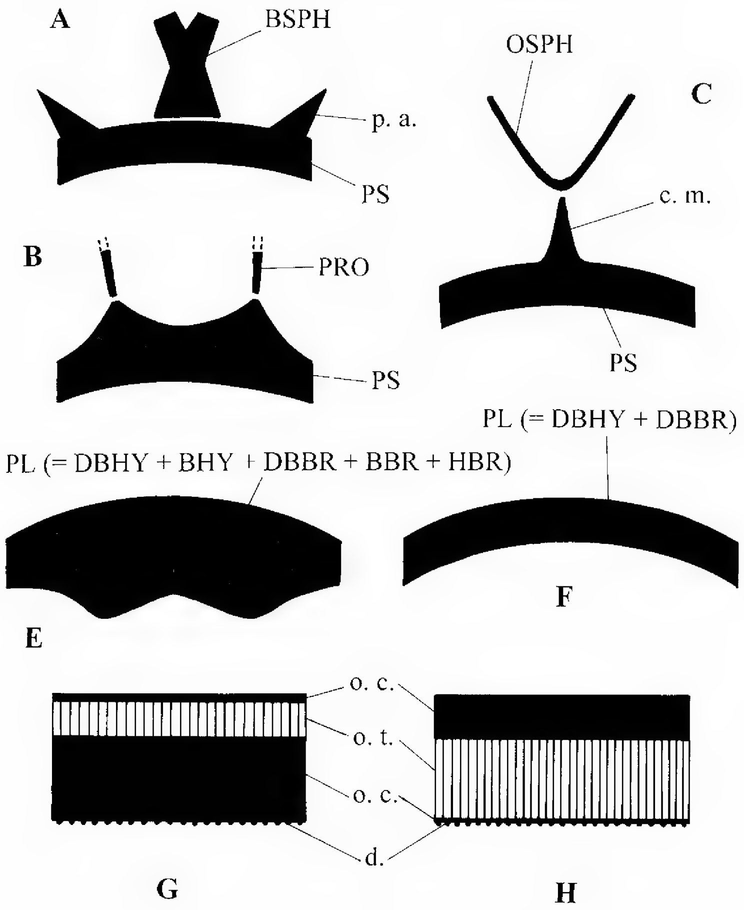


Fig. 10. *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997. (A) coupe transversale schématique du parasphénoïde à hauteur du *processus ascendens* et du basisphénoïde, montrant l'absence de crête médio-dorsale. (B) coupe transversale schématique du parasphénoïde à hauteur des prootiques, montrant des crêtes latérales mais pas de crête médio-dorsale. (E) coupe sagittale schématique de la plaque linguale composée du dermobasihyal, du basihyal, du dermobasibranchial, du basibranchial et des hypobranchiaux des deux premiers arcs (face masticatrice dirigée vers le haut). (G) coupe schématique des plaques parasphénoïdienne et linguale, montrant la succession des couches d'os compact et tubulaire (face masticatrice dirigée vers le bas). *Plethodus expansus* Dixon, 1850. (C) coupe transversale schématique du parasphénoïde à hauteur de l'orbitosphénoïde, montrant la crête médio-dorsale. (F) coupe sagittale schématique de la plaque linguale composée du dermobasihyal et du dermobasibranchial (face masticatrice dirigée vers le haut). (H) coupe schématique des plaques parasphénoïdienne et linguale, montrant la succession des couches d'os compact et tubulaire (face masticatrice dirigée vers le bas).

La structure interne des plaques diffèrent également d'une espèce à l'autre dans des proportions importantes. Chez *Plethodus expansus* (Fig. 10H), la face orale des plaques est formée d'une très fine couche d'os compact dans laquelle se plantent les denticules. Sous cette première couche, on en trouve une deuxième, très épaisse, faite d'un os traversé par de très fins tubules verticaux. Une troisième couche beaucoup moins épaisse d'os compact forme la base de plaque. Chez *Palaeonotopterus greenwoodi* (Fig. 10G), les plaques comportent aussi trois couches. La face orale qui supporte les denticules est constituée d'une très épaisse couche d'os compact. La base de la plaque est faite d'une très fine couche d'os compact également. Entre les deux, il y a une couche intermédiaire peu épaisse faite d'un os traversé par de fins tubules verticaux.

L'idée d'une quelconque parenté entre *Palaeonotopterus greenwoodi* et *Plethodus expansus* doit donc être rejetée, elle aussi.

Le parasphénoïde de «*Plethodus*» *libycus* est dépourvu de crête médio-dorsale et paraît donc devoir être rapporté à *Palaeonotopterus greenwoodi* plutôt qu'à une quelconque espèce du genre *Plethodus*. Malheureusement, l'holotype et seul exemplaire de *P. libycus* a été détruit durant la Seconde Guerre Mondiale (Schaal 1984: 4, 58). Un doute léger subsistera donc jusqu'à l'éventuelle découverte de nouveau matériel en Egypte.

Plethodus tibniensis Schaal, 1984 du Cénomanien supérieur de l'Egypte a été décrit sur la base de plaques linguales (Schaal 1984, Fig. 27, 28, Pl. 9, Fig. 11–15). Celles sont épaisses et de contour pyriforme. La forme générale de ces pièces est donc notablement différente de celle des plaques linguales de *Palaeonotopterus greenwoodi*, de *Plethodus expansus* ou de «*Plethodus*» *libycus*. Les hypobranchiaux sont fusionnés à la face inférieure de la plaque et y forment des crêtes très marquées. Il s'agit là assurément de restes attribuables au genre *Palaeonotopterus* et non pas *Plethodus* mais d'une espèce différente de *P. greenwoodi*. Je propose donc de la nommer désormais *Palaeonotopterus tibniensis*.

4. Liste des abréviations des figures

BBR: basibranchial
BHY: basihyal (= entoglosse)
BO: basioccipital
BSPH: basisphénoïde
DBBR: dermobasibranchial
DBHY: dermobasihyal (= dermentoglosse)
EPI: épiotique (= épioccipital)
EXO: exoccipital
FR: frontal
HBR: hypobranchial
HEMAP V1: hémapophyse de la première vertèbre
IC: intercalaire
PA: pariétal
PL: plaque linguale (composée du dermobasihyal, du basihyal, du dermobasibranchial, du basibranchial et des deux premières paires d'hypobranchiaux chez *Palaeonotopterus* et du dermobasihyal et du dermobasibranchial chez *Plethodus*)
PRO: prootique
PS: parasphénoïde
PSPH: pleurosphénoïde (= ptérosphénoïde)
PTE: ptérotique
SOC: supraoccipital
SPH: sphénotique (= autosphénotique)
V1: première vertèbre ankylosée ou soudée au basioccipital
a. 1: surface articulaire du basisphénoïde pour le pleurosphénoïde
a. 2: surfaces articulaires du prootique pour le pleurosphénoïde
a. 3: surface articulaire du prootique pour le sphénotique
a. 4: surface articulaire du prootique pour le ptérotique

a. 5: surface articulaire du basioccipital pour les exoccipitaux
a. neur.: alvéole neurale de la première vertèbre
c. c.: cavité cérébrale
c. m.: crête médio-dorsale du parasphénoïde
c. o.: canal sensoriel otique (= postorbitaire)
ch. l.: chambre lagénaire
ch. s.: chambre sacculaire
ch. u.: chambre utriculaire
d.: denticule
d. f.: *dilatator fossa*
f. II + III (p.): partie postérieure du foramen des nerfs optiques (II) et oculomoteurs communs (III)
f. V + VII (p.): partie postérieure du foramen du nerf trijumeau (V), du nerf opthalmique profond (Vbis) et des *rami opthalmicus* et *buccalis* du nerf facial (VII)
f. VI: foramen du nerf oculomoteur externe ou *abducens* (VI)
f. IX + X: foramen des nerfs glossopharyngien (IX) et vague (X)
f. a. o. a.: foramen antérieur de l'artère orbitaire (= carotide externe)
f. a. o. p.: foramen postérieur de l'artère orbitaire (= carotide externe)
f. c. i.: foramen de la carotide interne
f. j. + r. pr. VII: foramen antérieur de la *pars jugularis* par lequel passent la veine jugulaire et le *ramus pretrematicus* du nerf facial (VII)
f. j. + t. h. VII: foramen postérieur de la *pars jugularis* par lequel passent la veine jugulaire et le *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII)
f. r. p. VII: foramen du *ramus palatinus* du nerf facial (VII)
f. st.: fosse subtemporale
f. t.: fosse temporale (= posttemporale)
f. t. h. VII: foramen d'entrée du *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial (VII) dans la *pars jugularis*
f. v. s.: foramen d'un vaisseau sanguin
f. hyom. 1: fossette articulaire neurocrânienne antérieure pour l'hyomandibulaire creusée sur le sphénotique, le prootique et le ptérotique
f. hyom. 2: fossette articulaire neurocrânienne postérieure pour l'hyomandibulaire creusée sur le ptérotique
f. hyp.: fenêtre hypophysaire
g. a.: gouttière aortique
g. vo.: gouttière d'articulation du parasphénoïde pour le vomer
my.: myodome postérieur
o. c.: os compact
o. t. : os tubulaire
p. a. : *processus ascendens* du parasphénoide
p. psph. : pont pleurosphénoïdien

5. Bibliographie

Cavin, L. & Forey, P. L. (sous presse): Osteology and systematic affinities of *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey 1997 (Teleostei: Osteoglossomorpha). – Zool. J. Linn. Soc.; London.

Daget, J. & d'Aubenton, F. (1960): Morphologie du chondrocrâne de *Mormyrus rume* C. et V. – Bull. I. F. A. N., **22**/A, 3: 1013–1052; Dakar.

Dutheil, D. B. (1996): Nouvelles découvertes d'élasmobranches dans le Crétacé supérieur du Sud marocain, implications stratigraphiques. – *In*: Venec-Peyre, M.-T. & Tassy, P. (eds.): Deuxième Congrès national de Paléontologie – Paléontologie, histoire récente et perspective à l'aube de l'an 2000 -novembre 1996, Paris: 28.

– (1999): The first articulated fossil cladistian: *Serenoichthys kemkemensis*, gen. et sp. nov., from the Cretaceous of Morocco. – J. Vertebr. Paleont., **19**/2: 243–246; Lawrence. – [1999a]

– (1999): An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous: Cenomanian) of southeastern Morocco. – *In*: Arratia, G. & Schultze, H.-P.

(eds.): Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil record: 553–563; München (Pfeil). – [1999b]

Forey, P. L. (1973): A revision of elopiform fishes, fossil and recent. – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), Geol., Suppl. **10**: 1–222; London.

– (1977): The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), Geol., **28/2**: 123–204; London.

– (1997): A Cretaceous notopterid (Pisces: Osteoglossomorpha) from Morocco. – South Afric. J. Sci., **93**: 564–569; Pretoria.

Forey, P. L. & Grande, L. (1998): An African twin to the Brazilian *Calamopleurus* (Actinopterygii: Amiidae). – Zool. J. Linn. Soc., **123**: 179–195; London.

Greenwood, P. H. (1963): The swimbladder in african Notopteridae (Pisces) and its bearing on the taxonomy of the family. – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), Zool., **11/5**: 377–412; London.

– (1970): On the genus *Lycoptera* and its relationship with the family Hiodontidae (Pisces, Osteoglossomorpha). – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), Zool., **19/8**: 257–285; London.

– (1973): Interrelationships of osteoglossomorphs. – *In*: Greenwood, P. H., Miles, R. S. & Patterson, C. (eds.): Interrelationships of fishes. – Zool. J. Linn. Soc., **53** (suppl. 1): 307–331; London.

Loomis, F. B. (1900): Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. – Palaeontographica, **46**: 213–286; Stuttgart.

Nelson, G. J. (1968): Gill arches of teleostean fishes of the division Osteoglossomorpha. – J. Linn. Soc., (Zool.), **47/312**: 261–277; London.

Nolf, D. (1985): Otolithi Piscium. – Schultze, H.-P. (ed.): Handbook of Paleoichthyology, **10**: 1–145; Stuttgart & New York (G. Fischer).

Nybelin, O. (1974): A Revision of the Leptolepid Fishes. – Act. Reg. Soc. Sci. Litt. Gothob., Zool., **9**: 1–202; Göteborg.

Orts, S. (1967): Contribution à l'anatomie comparée et à la systématique des Mormyroïdes. – Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, Cl. Sci. nat. méd., n. s., **17/3**: 1–89; Bruxelles.

Patterson, C. & Rosen, D. E. (1977): Review of ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **158**/2: 81–172; New York.

Poplin, C. (1974): Survivance de la «ligne épibranchiale», en particulier du «canal dorsolatéral antérieur» («ligne profonde») chez les Vertébrés inférieurs. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 3e sér., **175**, Sci. Terre, **29**: 117–139; Paris.

Schaal, S. (1984): Oberkretazische Osteichthyes (Knochenfische) aus dem Bereich von Bahariya und Kharga, Ägypten, und ihre Aussagen zur Palökologie und Stratigraphie. – Berlin. geowiss. Abh., A, **53**: 1–79; Berlin.

Sereno, P. C., Dutheil, D. B., Iarochène, M., Larsson, H. C. E., Lyon, G. H., Magwene, P. M., Sidor, C. A., Varricchio, D. J. & Wilson, J. A. (1996): Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. – Science, **272**: 986–991; Washington.

Singh Rana, R. (1988): Freshwater fish otoliths from the Deccan Trap associated sedimentary (Cretaceous – Tertiary transition) Beds of Rangapur, Hyderabad District, Andhra Pradesh, India. – Geobios, **21**/4: 465–493; Lyon.

Tabaste, N. (1963): Etude de restes de poissons du Crétacé saharien. – Mém. I.F.A.N., **68**: 437–485; Dakar.

Taverne, L. (1968): Ostéologie du genre *Gnathonemus* Gill sensu stricto (*Gnathonemus petersii* (Gthr) et espèces voisines) (Pisces Mormyriformes). – Mus. Roy. Afr. Centr., Ann., sér. In-8°, Sci. zool., **170**: 1–91; Tervuren. – [1968a]

– (1968): Ostéologie du genre *Campylomormyrus* Bleeker (Pisces Mormyriformes). – Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., **98**/3: 147–188; Bruxelles. – [1968b]

– (1969): Etude ostéologique des genres *Boulengeromyrus* Taverne et Géry, *Genyomyrus* Boulenger, *Petrocephalus* Marcusen (Pisces Mormyriformes). – Mus. Roy. Afr. Centr., Ann., sér. In-8°, Sci. zool., **174**: 1–85; Tervuren.

– (1971): Ostéologie des genres *Marcusenius* Gill, *Hippopotamyrus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers, *Pollimyrus* Taverne et *Brienomyrus* Taverne (Pisces Mormyriformes). – Mus. Roy. Afr. Centr., Ann., sér. In-8°, Sci. zool., **188**: 1–144; Tervuren. – [1971a]

– (1971): Le complexe de la chambre trigémino-faciale des Téléostéens et le cas des Poissons Mormyriformes. – Rev. Zool. Afr., **84**/3–4: 301–311; Tervuren. – [1971b]

– (1972): Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriformes. – Mus. Roy. Afr. Centr., Ann., sér. In-8°, Sci. Zool., **200**: 1–194; Tervuren.

– (1974): L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces, Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. – Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. sci., coll. in-8°, 2e sér., **41**/2: 1–96; Bruxelles.

– (1975): Sur la présence d'une structure archaïque, la portion supraoculaire du canal sensoriel circumorbitaire chez les Notopteridae (Pisces Osteoglossiformes). – Rev. Zool. Afr., **89**/1: 92–95; Tervuren.

– (1976): Sur l'existence d'une chambre osseuse prootico-basioccipitale pour le sac vasculaire posthypophysaire chez les Notopteridae adultes (Pisces Osteoglossomorpha). – Rev. Zool. Afr., **90**/2: 463–469; Tervuren.

– (1977): Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon*, *Eohiodon*, *Lycoptera*, *Osteoglossum*, *Scleropages*, *Heterotis* et *Arapaima*. – Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. sci., coll. in-8°, 2e sér., **42/3**: 1–235; Bruxelles.

– (1978): Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Deuxième partie. Ostéologie des genres *Phareodus*, *Phareoides*, *Brychaetus*, *Musperia*, *Pantodon*, *Singida*, *Notopterus*, *Xenomystus* et *Papyrocranus*. – Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. sci., coll. in-8°, 2e sér., **42/6**: 1–213; Bruxelles.

– (1998): Les ostéoglossomorphes marins de l'Eocène du Monte Bolca (Italie): *Monopteros* Volta, 1796, *Thrissopterus* Heckel, 1856 et *Foreyichthys* Taverne, 1979. Considérations sur la phylogénie des téléostéens ostéoglossomorphes. – *In*: Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca. VIII, Mus. Civ. Stor. nat.: 67–158; Verona.

– (2000): *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. – Geodiversitas, **22**/1: 5–22; Paris. – [2000a]

– (2000): Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). – Biol. Jaarb. Dodonaea, **67**/1: 94–123; Gent. – [2000b]

Taverne, L. & Maisey, J. G. (1999): A Notopterid Skull (Teleostei, Osteoglossomorpha) from the Continental Early Cretaceous of Southern Morocco. – Amer. Mus. Novit., **3260**: 1–12; New York.

Weiler, W. (1935): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharîje-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., N. F. **32**: 1–57; München.

Woodward, A. S. (1889): On the Palaeontology of Sturgeons. – Proceed. Geol. Assoc., **11/1**, 2: 24–44; London.

– (1899): On the Cretaceous Fish *Plethodus*. – Ann. Mag. nat. Hist., 7 ser., **3/**17: 353–361; London.

Adresse de l'auteur:

Prof. Dr. Louis Taverne, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Département de Biologie animale, Laboratoire de Morphologie fonctionnelle (C.P. 160/11), avenue F. D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgique.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 294	13 S., 4 Abb.	Stuttgart, 31. 10. 2000

Dimorphismus und Phylogenie der Ammonitengattung *Csernyeiceras* Géczy (Früher Mitteljura, Phlycticeratinae)

Dimorphism and phylogeny of the ammonite genus *Csernyeiceras* Géczy (Early Middle Jurassic, Phlycticeratinae)

Von Günter Schweigert, Stuttgart, Volker Dietze, Riesbürg
und Thomas Balle, Leinzell

Mit 4 Abbildungen

Abstract

A lectotype is designated for the ammonite species *Oppelia subaspidoides* Vacek from the early Aalenian of San Vigilio (N Italy, Lake Garda). *Hammatoceras verpillierense* Roman & Boyer, the type species of *Csernyeiceras* Géczy, becomes a younger synonym of *O. subaspidoides*. A stratigraphically younger chronospecies of *Csernyeiceras* is *Oppelia moerickei* Jaworski. It has been originally described from the late Aalenian of Argentina.

The hitherto unknown antidimorph of the extremely rare genus *Csernyeiceras* could be identified within the famous San Vigilio fauna from the Lake Garda area. The microconch species corresponding to *Csernyeiceras subaspidoides* is described as *Onychoceras vacekii* n. sp. Another new species of *Onychoceras*, *O. heubachense* n. sp., is described from the Toarcian/Aalenian boundary of SW Germany. This form is stratigraphically intermediate between C. *subaspidoides* and the *Onychoceras* from the late Liassic. According to this dimorphism and the characteristic septicarinate keel, the ancestor of *Csernyeiceras* is the Liassic genus *Esericeras*.

Zusammenfassung

Für die Art *Oppelia subaspidoides* Vacek aus dem Unter-Aalenium vom Capo San Vigilio (Norditalien, Gardasee) wird ein Lectotypus designiert. *Hammatoceras verpillierense* Roman & Boyer, die Typusart der Gattung *Csernyeiceras* Géczy, wird zu einem jüngeren Synonym von *Oppelia subaspidoides* Vacek. Die ursprünglich aus dem Ober-Aalenium von Argentinien beschriebene Art *Oppelia moerickei* Jaworski stellt eine jüngere Chronospezies der Gattung *Csernyeiceras* dar.

In Ammonitenmaterial aus dem Aalenium vom Capo San Vigilio konnte der bislang unbekannte mikroconche Partner von *Csernyeiceras subaspidoides* (Vacek) identifiziert werden. Er wird hier als *Onychoceras vacekii* n. sp. beschrieben. Die stratigraphische Lücke zwischen dieser Art und den nahestehenden liassischen Formen wird durch *Onychoceras heubachense*

n. sp. aus dem Toarcium/Aalenium-Grenzbereich von Südwestdeutschland ausgefüllt. Aufgrund des Dimorphismus und des identischen Hohlkiels sind die Vorfahren der Gattung *Csernyeiceras* in der liassischen Gattung *Esericeras* zu suchen.

1. Einleitung

Bei Untersuchungen zur Systematik der Ammonitengattung *Phlycticeras* konnte ein bemerkenswerter Dimorphismus mit der Gattung *Oecoptychius* nachgewiesen werden (Schweigert & Dietze 1998, 1999). Bei der Frage nach der Herkunft der Phlycticeratinae wurden bereits die wesentlichen Züge skizziert und diese Unterfamilie über die Gattung *Csernyeiceras* bis in den oberen Lias auf *Esericeras* zurückgeführt. Während es im Lias immerhin mit der Gattung *Onychoceras* einen Kandidaten gibt, der sich als mikroconcher Partner von *Esericeras* bzw. *Phlyseogrammoceras* anbietet, blieb ein solcher für *Csernyeiceras* verborgen. Es wurde daher vermutet, daß ein mikroconcher Partner von *Csernyeiceras* existieren muß, der aber aufgrund seiner Seltenheit bisher entweder nicht gefunden oder übersehen wurde. Dies wäre durchaus nicht verwunderlich, ist doch selbst die Zahl der gefundenen Makroconche außerordentlich gering. Eine systematische Überprüfung von Ammonitenfaunen im fraglichen Zeitabschnitt zeigte indessen, daß der gesuchte Mikroconch längst gefunden, aber in seiner Bedeutung nicht erkannt worden war.

Dank

Herrn Prof. Dr. J. H. Callomon (London) und Herrn Dr. G. Dietl (Stuttgart) danken wir für zahlreiche Anregungen bezüglich des Dimorphismus bei Ammoniten. Wir danken außerdem den Herren Dr. A. Liebau (Tübingen), R. Panchaud (Basel), Dr. F. Stojaspal (Wien) und Dr. M. Sander (Bonn) für die Ausleihe des bearbeiteten Materials oder Informationen dazu.

Abkürzungen im Text:

D	Durchmesser [mm]
Wh	Windungshöhe [mm]
Wb	Windungsbreite [mm]
Nw	Nabelweite [mm]
Z/2	Sekundärrippen pro halbem Umgang
GBA	Geologische Bundesanstalt Wien
IPB	Paläontologisches Institut und Museum der Universität Bonn
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

2. Paläobiogeographische Verbreitung von *Csernyeiceras*

Die Ammonitengattung *Csernyeiceras* gehört zu den seltensten Ammonitengattungen im unteren Dogger. Die Typusart der von Géczy (1966) nach Funden aus Ungarn aufgestellten Gattung wurde ursprünglich aus dem Rhône-Gebiet Ostfrankreichs beschrieben und konnte dort auch später gelegentlich wieder nachgewiesen werden (Roman & Boyer 1923; Elmi 1963; Rulleau 1996). Neuerdings wurden einige gut erhaltene Stücke auch in Südengland gefunden (Callomon & Chandler 1994; Schweigert & Dietze 1999). Einzelnachweise existieren weiterhin aus dem italienischen Apennin (Cresta & Galácz 1990) und aus den Südalpen

(Vacek 1886). Daneben kommt *Csernyeiceras* mit der Art „*Oppelia*“ *moerickei* Jaworski im unteren Dogger der südlichen Anden vor (Jaworski 1926; Westermann & Riccardi 1972). Die systematische Stellung der letzteren Art wird unten begründet.

Bei den von Elmi & Mouterde (1997) beschriebenen und zu *Csernyeiceras* gestellten Arten aus dem Ober-Toarcium und Unter-Aalenium von Portugal handelt es sich um Hammatoceraten-Verwandte, die keine engeren Beziehungen zu *Csernyeiceras* besitzen (vgl. Schweigert & Dietze 1998). Dasselbe gilt für einen vermeintlichen Nachweis dieser Gattung aus dem unteren Dogger von Marokko (Benshili 1989).

Gegenüber frühen Vertretern von *Phlycticeras* ist die Gattung *Csernyeiceras* nur sehr schwer abzugrenzen. Das wesentliche, bei *Phlycticeras* neu auftretende Merkmal ist offensichtlich die hahnenkammartige Undulation des Hohlkiels. Bei den frühen Phlycticeraten tritt dieses Merkmal allerdings nur auf den Innenwindungen auf, während es bei den stratigraphisch jüngsten Vertretern von *Phlycticeras* sogar bis in das Adultstadium anhält. Einschränkend ist zu bemerken, daß die ältesten ontogenetischen Stadien von *Csernyeiceras* bislang nicht untersucht werden konnten. Analog zu den Verhältnissen bei *Phlycticeras* ist jedoch anzunehmen, daß der Hohlkiel auf den innersten Windungen noch fehlt, weswegen die frühzeitig adult gewordenen Mikroconche erst gar keinen ausgebildet haben.

3. Systematik

Familie Strigoceratidae Buckman, 1924
Unterfamilie Phlycticeratinae Spath, 1925

Gattung *Csernyeiceras* Géczy, 1963 [M]

Typusart: *Hammatoceras verpillierense* Roman & Boyer, 1923.

Csernyeiceras subaspidoides (Vacek)

Abb. 1

v *1886 *Oppelia subaspidoides* n. sp. – Vacek, S. 84, Taf. 10, Fig. 7, non Fig. 5 [= *Praestrigites* sp.].
1923 *Hammatoceras verpillierense* n. sp. – Roman & Boyer, S. 34, Taf. 8, Fig. 1.
1963 *Euaptetoceras verpillierense* (Roman & Boyer). – Elmi, S. 75, Fig. 28.
1966 *Csernyeiceras verpillierense* (Roman & Boyer, 1923). – Géczy, S. 83, Taf. 22.
1971 *Csernyeiceras verpillierense* (Roman & Boyer, 1923). – Géczy, S. 415 f.
non 1991 *Csernyeiceras subaspidoides* (Vacek). – Cecca et al., S. 93 [= *C. moerickei*].
1993 *Ceryneiceras verpillerense* (Rom. & Boy.). – Elmi & Rulleau, S. 154.
1994 *Ceryneiceras verpillerensis* Roman & Boyer, 1923. – Cresta, S. 115.
1994 *Ceryneiceras verpillierense* (Roman & Boyer, 1923). – Callomon & Chandler, S. 26, Taf. 6, Fig. 1, Taf. 7, Fig. 1, Taf. 8, Fig. 1.
1995 *Csernyeiceras verpilliernse* (Roman & Boyer). – Callomon & Cope, S. 67.
cf. 1996 *Cseryneiceras verpillierense* (Roman & Boyer). – Rulleau, Taf. 29, Fig. 1–2.
1997 *Ceryneiceras verpillierense* (Roman et Boyer, 1923). – Elmi & Mouterde, S. 116, Taf. 1, Fig. 1–2. – [Neuabbildung des HT von *Hammatoceras verpillierense*].
1999 *Csernyeiceras verpillerense* (Roman & Boyer). – Schweigert & Dietze, Abb. 7.

Lectotypus: Abb. 1a (Original zu Vacek 1886, Taf. 10, Fig. 7), GBA, Nr. 1886/05/0029c, designiert hierin.

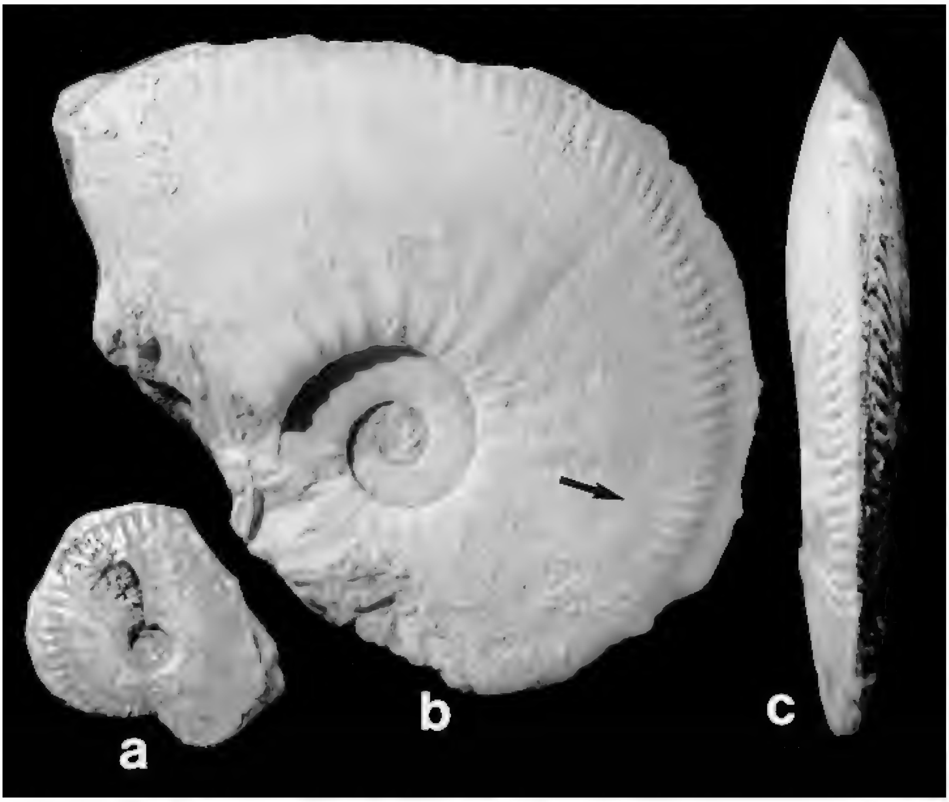


Abb. 1. a: *Csernyeiceras subaspidoides* (VACEK), Lectotypus (Original zu VACEK 1886, Taf. 10, Fig. 7); Unter-Aalenium, Capo San-Vigilio, Garda-See; GBA, Nr. 1886/05/0029c. – b-c: *Csernyeiceras subaspidoides* (VACEK). Scissum-Bed, Unter-Aalenium, Scissum-Zone, Comptum-Subzone, Faunenhorizont Aa-3 nach CALLOMON & CHANDLER 1994; Freshwater Caravan Park, Burton Bradstock/Dorset. SMNS Inv.-Nr. 64337 (leg. V. DIETZE). Pfeil: Spiralstreifung. – x1.

Locus typicus: Capo San Vigilio (Garda-See), Nord-Italien.

Stratum typicum: San Vigilio-Oolith, vgl. AMBROSI et al. 1991; CALLOMON et al. 1994, Unter-Aalenium, Opalinum-Zone, Comptum-Subzone.

Nachweise: Südalpen, Ostfrankreich, Apennin, Ungarn.

Beschreibung. – Vgl. ausführliche Darstellung in CALLOMON & CHANDLER (1994). Der sich noch im Juvenilstadium befindliche Lectotypus gibt zusätzlich eine Vorstellung vom Aussehen der Innenwindungen. Aufgrund von Beschädigungen ist bei diesem Stück allerdings nicht sicher erkennbar, ob der Hohlkiel Undulationen wie bei der Gattung *Phlycticeras* aufweist oder nicht. Die Nachpräparation der Innenwindungen eines größeren, aber nicht ausgewachsenen Exemplars aus England (Abb. 1b-c) ergab, daß der Kiel auch in einem frühen Wachstumsstadium keine Undulation aufweist. Innerste Stadien sind bislang allerdings noch nicht bekannt. Der Kiel ist außerdem nicht fein gezähnelt, sondern noch glatt. Am Nabelrand sind erst ab einem Durchmesser von etwa 45 mm Primärrippen ausgebildet.

Bemerkungen. – Der Lectotypus entspricht in seiner Erhaltung den anderen Ammoniten aus der Comptum-Subzone von der Fundstelle am Capo San Vigilio.

Das größere abgebildete Exemplar, das Vacek (1886) zu dieser Art gestellt hatte, unterscheidet sich grundlegend in seiner Matrix und durch das vollständige Fehlen von Schalenresten vom Lectotypus und kann deswegen nicht aus derselben Schicht stammen. Der Lectotypus stammt aus derselben Schicht wie der unten beschriebene *Onychoceras vacekii* n. sp., der als der gesuchte mikroconche Partner von *Csernyeiceras subaspidoides* angesehen wird.

Maße:

	D	Wh	Nw	Wb	Z/2
Lectotypus	26,5	15	4,0	6,0	~25
SMNS 64337	~107	52	23,5	~17	55

Csernyeiceras moerickei (Jaworski)

Abb. 2

non 1894 *Harpoceras proximum* Gottsche. – Möricke, S. 15, Taf. 6, Fig. 10.
v*1926a *Oppelia Mörickei.* – Jaworski, S. 253, Taf. 3, Fig. 12, non Fig. 13 [= *Planammatoceras tricolore* Riccardi & Westermann].
v 1926b *Oppelia Mörickei.* – Jaworski, S. 414, Taf. 11, Fig. 5, Text-Abb. 23.
1971 *Eudmetoceras (Euaptetoceras) moerickei* (Jaw.). – Westermann, S. 424.
1972a *Eudmetoceras (Euaptetoceras) klimakomphalum moerickei* (Jaworski, 1926). – Westermann & Riccardi, S. 32, Taf. 4, Fig. 5 [Abguß des Lectotypus], ? Fig. 3, non Fig. 4, 6–7 [= *Planammatoceras tricolore* Riccardi & Westermann].
1972b *Eudmetoceras (Euaptetoceras) klimakomphalum moerickei* (Jaworski, 1926). – Westermann & Riccardi, S. 364.
1982 *Planammatoceras (Pseudaptetoceras) moerickei* (Jaworski, 1926). – Westermann & Riccardi, S. 29, Taf. 3, Fig. 4, ? Fig. 3, 5.
1985 *Planammatoceras (Pseudaptetoceras) moerickei* (Jaworski, 1926). – Westermann & Riccardi, S. 16.
1985 *Planammatoceras (Pseudammatoceras) moerickei.* – v. Hillebrandt & Westermann, S. 17, 30.
? 1988 *Eudmetoceras moerickei* (Jaworski). – Taylor, S. 124.
1990 *Praestrigites subaspidoides* (Vacek). – Cresta & Galacz, Taf. 11, Fig. 2.
1991 *Csernyeiceras subaspidoides* (Vacek). – Cecca et al., S. 93.
? 1992 *Eudmetoceras moerickei* (Jaworski). – Poulton et al., S. 72.
1992 *Planammatoceras (Pseudaptetoceras) moerickei* (Jaw.). – Riccardi, S. 139, Taf. 51, Fig. 5. – [Abguß des Lectotypus, irrtümlich als Holotypus bezeichnet].

Lectotypus: Original zu Jaworski 1926, Taf. 3, Fig. 12, designiert von Westermann 1969, S. 80. Hier erneut abgebildet auf Abb. 2. Aufbewahrt am IPB, Katalog-Nr. Jaworski 70a.

Locus typicus: Arroyo Blanco („Punto 7“), Prov. Mendoza, Argentinien.
Stratum typicum: Ober-Aalenium, Malarguensis-Zone.
Nachweise: Argentinien, Apennin, ? USA (Oregon).

Beschreibung. – Vgl. Westermann & Riccardi (1982: 29). Kennzeichnend für diese Art ist der enge Nabel und vor allem der hohe, zugeschärfte Hohlkiel, der sich im Bau grundlegend von demjenigen bei sonst bemerkenswert homöomorphen und gleichzeitig auftretenden Hammatoceraten-Verwandten wie *Planammatoceras tricolore* Riccardi & Westermann unterscheidet. In der Berippung sind häufige Richtungswechsel vorhanden, bei denen dicht aufeinanderfolgende polyschizotome Rippeneinheiten gekappt werden.

Bemerkungen. – Die vorliegende Art wurde von Jaworski (1926) zunächst mit Ammoniten aus der Hammatoceraten-Verwandtschaft in dieselbe taxonomische Einheit einbezogen. Er unterschied lediglich involute und evolute Varietäten. Auf den Abbildungen des Lectotypus glaubt man Andeutungen einer Spiralstreifung zu

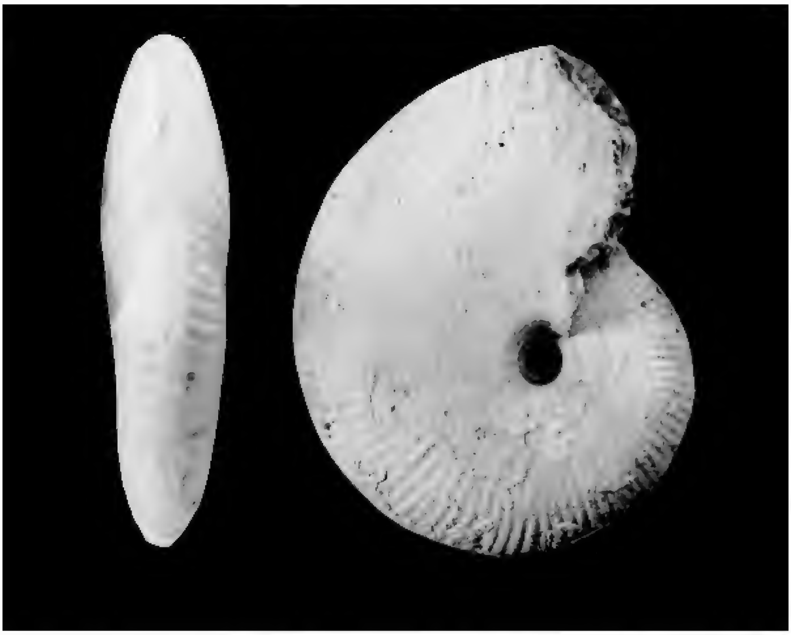


Abb. 2. *Csernyeiceras moerickei* (Jaworski), Lectotypus (Original zu Jaworski 1926a, Taf. 3, Fig. 12). Ober-Aalenium, Malarguensis-Zone, Arroyo Blanco („Punto 7"), Prov. Mendoza, Argentinien. IPB Jaworski 70a. – x1.

erkennen, die jedoch auf dem später von Westermann & Riccardi (1982) abgebildeten Abguß nicht erkennbar sind. Eine Überprüfung des Kiels und der Skulptur mußte daher am Original erfolgen. Die Überprüfung des Lectotypus ergab, daß der Steinkern nur sehr geringe Schalenreste aufweist, die jedoch immerhin an einer günstig erhaltenen Stelle tatsächlich noch eine feine Spiralstreifung zeigen. Beim Kiel handelt es sich ohne Zweifel um einen Hohlkiel, der abgefallen ist und sich nur noch an der Stelle in voller Höhe erkennen läßt, an der die äußere Windung über die vorhergehende übergreift.

Die Ausbildung des Hohlkiels in Verbindung mit der polyschizotomen Skulptur und Spiralstreifung, jedoch ohne Kielundulation, läßt eine Zuordnung der Art „*moerickei*" zur Gattung *Csernyeiceras* als gerechtfertigt erscheinen. Die von Taylor (1988) aus dem Unter-Bajocium von Oregon beschriebene Art *Strigoceras lenticulare* läßt die genaue Ausbildung des Hohlkiels nicht erkennen. Diese sehr engnabelige Art mit ihrer deutlich polyschizotomen Skulptur, aber ohne die für *Strigoceras* typischen Lateralfurchen schließt sich noch eng an *C. moerickei* an und dürfte ein Bindeglied zwischen den Gattungen *Csernyeiceras* und *Phlycticeras* darstellen (vgl. Schweigert & Dietze 1998).

Der korrespondierende mikroconche Partner von *C. moerickei* ist derzeit noch unbekannt. Er dürfte morphologisch zwischen den Gattungen *Onychoceras* und *Oecoptychius* vermitteln.

Maße:

	D	Wh	Nw	Wb	Z/2
Lectotypus	65,5	37	5,5	17	41

Gattung *Onychoceras* Wunstorf, 1905 [m]

Typusart: *Onychoceras differens* Wunstorf, 1905.

Onychoceras vacekii n. sp.

Abb. 3a-c

v 1886 *Sphaeroceras* cf. *globosum* Schübler in Zieten. – Vacek, S. 101, Taf. 17, Fig. 9.

Holotypus: Orig. zu Abb. 3a, aufbewahrt an der GBA, Nr. 1886/05/0051.

Locus typicus: Capo San Vigilio (Garda-See), Nord-Italien.

Stratum typicum: San Vigilio-Formation, vgl. Ambrosi et al. 1991; Callomon et al. 1994 (Unter-Aalenium, Comptum-Subzone).

Derivatio nominis: Nach dem Beschreiber der Ammonitenfauna des unteren Doggers vom Capo San Vigilio, Michael Vacek (1848–1925).

Nachweise: Südalpen (Holotypus), Sizilien (2 Belegstücke).

Diagnose. – Sehr kleinwüchsige Art der Gattung *Onychoceras* mit nahezu glatter Schale und schlankem Windungsquerschnitt.

Beschreibung. – Vgl. Vacek 1886: 101. Entscheidend für die Erkennung als mikroconcher Partner von *C. subaspidoides* war die auf der Abbildung von Vacek zwar nicht dargestellte, aber im Text erwähnte schwache Spiralstreifung auf Resten der Flankenschale, die nur bei sehr starkem Streiflicht erkennbar ist. Der Holotypus

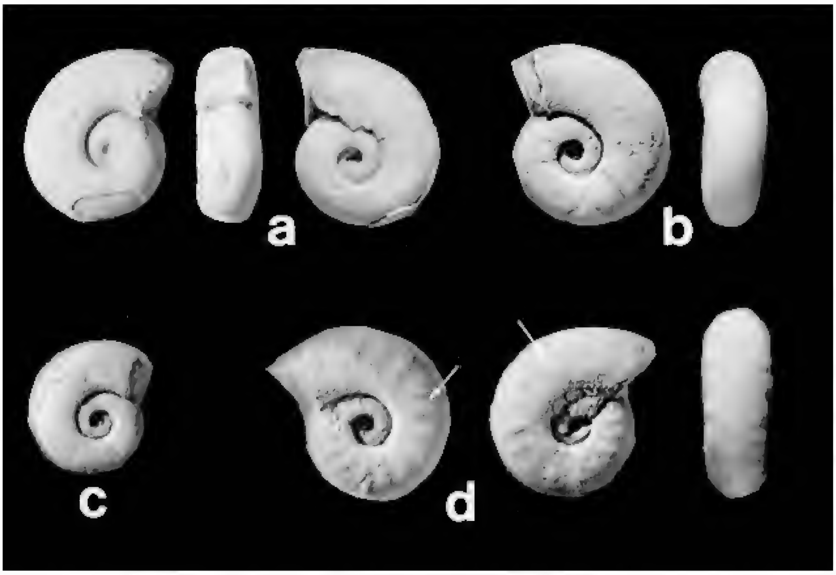


Abb. 3. a: *Onychoceras vacekii* n. sp., Holotypus (Original zu *Sphaeroceras* cf. *globosum* Schübler in Vacek 1886, Taf. 17, Fig. 9); San-Vigilio-Formation, Unter-Aalenium, Comptum-Subzone, Capo San Vigilio, Garda-See, Norditalien. GBA, Inv.-Nr. 1886/05/0051. – b: *Onychoceras vacekii* n. sp.; submarine Spaltenfüllung, Unter-Aalenium, Rocca Busambra, West-Sizilien, „Profil D, RB9/2c/3“. GPIT, Inv.-Nr. 1868/1 (leg. J. Wendt). – c: Dito. GPIT, Inv.-Nr. 1868/2 (leg. J. Wendt). – d: *Onychoceras heubachense* n. sp., Holotypus (Pfeile: Spiralstreifung). Opalinuston-Formation, Ober-Toarcium, Aalensis-Zone, Torulosum-Subzone, *pseudoarcuata*-Horizont; Heubach, Gewann „Rodelwiesen“. SMNS Inv.-Nr. 64338 (leg. T. Balle). – Alle x2.

weist eine Lobendrängung auf und zeigt auf einer Flanke noch eine Einschnürung am Ende der sich verengenden Wohnkammer. Der Mundsaum war offenbar bereits vor der Einbettung abgebrochen. Die faltenartige Drängung der Anwachsstreifung auf einem kurzen Schalenabschnitt der Ventralseite der Wohnkammer erinnert an die Verhältnisse bei skulpturarmen Cadomoceraten. Ein Kiel ist nicht ausgebildet. Die Erhaltung des Holotypus mit Schalenresten entspricht derjenigen anderer Ammoniten aus der Comptum-Subzone am Capo San Vigilio.

Bemerkungen. – Aus einer submarinen Spaltenfüllung Westsiziliens liegen aus einer Aufsammlung von J. WENDT (GPIT) zwei Exemplare vor, die als *Onychoceras planum* RENZ bestimmt waren (Abb. 3b–c). Sie unterscheiden sich von dieser Art jedoch durch ihre viel geringere Windungsbreite und stimmen stattdessen gut mit *O. vacekii* n. sp. überein. Die Originalbeschriftung ist identisch mit derjenigen von Proben und Handstücken desselben Profilabschnitts, die *Erycites* ex gr. *fallifax* ARKELL enthalten, so daß die sizilianischen Stücke, ebenso wie der Holotypus, ein Unter-Aalenium-Alter besitzen dürften. Auf einem späteren Etikett wurden sie der „Fauna 6“ (Unter-Bajocium) zugeordnet, wobei offenbar eine Verwechslung stattgefunden hat. Die vorliegenden Stücke wurden in der Arbeit von WENDT (1963) nicht erwähnt. Die darin genannten Belege zu *O. planum* entsprechen in ihren Abmessungen der RENZschen Art und besitzen nach der Begleitfauna wie angegeben ein Ober-Toarcium-Alter.

Diskussion. – Ähnlich wie die Problematik der artlichen Abgrenzung einzelner aufeinanderfolgender Chronospezies bei *Oecoptychius* (vgl. SCHWEIGERT & DIETZE 1998) gestaltet sich auch das Problem der Abgrenzung zwischen liassischen Onychoceraten und den ersten zur Gattung *Oecoptychius* gestellten Formen. Aufgrund der wenigen Merkmale ist es praktisch nicht möglich, eine mit der makroconchen Gattung *Csernyeiceras* korrespondierende, diagnostisch eigenständige Mikroconch-Gattung abzugrenzen. Die Art *„vacekii“* steht als mikroconcher Partner von *C. subaspidoides* zweifellos der Gattung *Onychoceras* morphologisch deutlich näher als der breiteren, feiner berippten Gattung *Oecoptychius* und wurde von uns deshalb in erstere eingegliedert.

Differentialdiagnose. – *O. vacekii* n. sp. unterscheidet sich von der liassischen Art *O. planum* RENZ (Abb. 4c, e) durch eine noch schwächere Skulptur, eine etwas geringere Größe und eine noch einfachere Sutur. Das von VACEK (1886) zum Vergleich herangezogene Exemplar von *Cymbites globosus* in QUENSTEDT 1856, Taf. 21, Fig. 9 ist ebenfalls größer und vor allem auch wesentlich breiter. *Cymbites globosus* besaß im Vergleich zu Vertretern der Gattung *Onychoceras* keine Einschnürung vor der Mündung. Diese ist aber auch bei *Onychoceras* nur sehr selten überliefert.

Maße:

	D	Wh	Nw	Wb	Z/2
Holotypus	10,2	3,8	4,0	4,0	–
GPIT 1868/1	11,8	3,9	3,8	3,8	–
GPIT 1868/2	8,5	3,0	3,3	2,8	–

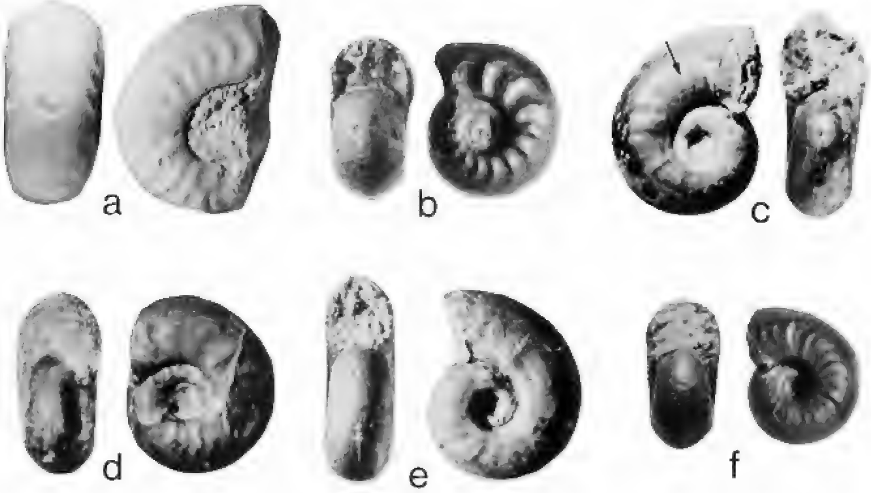


Abb. 4. Onychoceraten aus dem Ober-Toarcium, Dispansum-Zone. a: *Onychoceras differens* Wunstorf, Jurensismergel-Formation, Metzingen, Baden-Württemberg, SMNS Inv.-Nr. 64363. – b: *O. differens* Wunstorf, Les Rives, Dptm. Aveyron, Frankreich, NHMB Inv.-Nr. J 13081. – c: *O. planum* Renz, St. Beaulize, Dptm. Aveyron, Frankreich, NHMB Inv.-Nr. J 13086 (Pfeil: Spiralstreifung). – d: *O. tenue* (Monestier), St. Paul des Fonts, Dptm. Aveyron, Frankreich, NHMB Inv.-Nr. J 13094. – e: *O. planum* Renz, Holotypus, Cornus, Dptm. Aveyron, Frankreich, NHMB Inv.-Nr. J 13084. – f: *O. multicostatum* Renz, Holotypus, St. Beaulize, Dptm. Aveyron, Frankreich, NHMB Inv.-Nr. J 13086. – Alle x2.

Onychoceras heubachense n. sp.

Abb. 3d

Holotypus: Orig. zu Abb. 3d, SMNS Inv.-Nr. 64338.

Locus typicus: Heubach bei Schwäbisch Gmünd (Gewann „Rodelwiesen“), Ostalbkreis; Vorland der östlichen Schwäbischen Alb.

Stratum typicum: Basale Opalinuston-Formation (Ober-Toarcium, Torulosum-Subzone, *pseudoarcuata*-Horizont, vgl. Ohmert & Rolf 1994).

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Heubach bei Schwäbisch Gmünd.

Nachweise: Bisher nur vom Locus typicus.

Diagnose. – Kleinwüchsige, schlanke Art der Gattung *Onychoceras* mit rundem Windungsquerschnitt und deutlicher Rippenskulptur.

Beschreibung. – Beim Holotypus von *O. heubachense* n. sp. handelt es sich um ein nahezu vollständiges, körperlich mit umbrabrauner kalzitischer Ersatzschale erhaltenes Exemplar. Die innersten Windungen sind nicht erhalten. Der Windungsquerschnitt ist rund. Die Wohnkammer ist nicht bis zur Mündung erhalten, doch egrediert sie bereits deutlich, so daß lediglich wenig von der Wohnkammer fehlen dürfte. Der Nabelabfall ist gerundet. Die Schale weist kräftige, aus dichtgedrängten, sichelförmigen Anwachsstreifen zusammengesetzte Rippen auf. Die Rippen sind auf der Flankenmitte am stärksten ausgebildet und erlöschen bereits wieder vor Erreichen der Ventralseite. Die Ventralseite ist bis auf die sich in einem Boden treffenden feinen Anwachsstreifen glatt; ein Kiel ist nicht vorhanden. Bei starkem Streiflicht ist auf der äußeren Flanke zusätzlich eine Spiralstreifung erkennbar.

Differentialdiagnose. – In den Gehäußemaßen, insbesondere dem schlanken Windungsquerschnitt, ist die Art *O. heubachense* n. sp. mit *O. planum* RENZ aus dem oberen Lias und mit *O. vacekii* n. sp. aus dem Unter-Aalenium vergleichbar. Von beiden unterscheidet sie sich durch ihre kräftige Rippenskulptur. Die stärker skulpturierten liassischen Arten *O. differens* WUNSTORF (Abb. 4a-b), *O. tenue* (MONESTIER) (Abb. 4d) und *O. multicostatum* RENZ (Abb. 4f) besitzen eine deutlich größere Windungsbreite und eine etwas zugefirstete Ventralseite.

Maße:

	D	Wh	Nw	Wb	Z/2
Holotypus	12,0	4,2	4,2	4,4	9

Der vorliegende Holotypus von *O. heubachense* n. sp. wurde in Aushubmaterial eines Kanalisationsgrabens gefunden, in dem ein Ausschnitt aus der basalen Opalinuston-Formation aufgeschlossen war. Das Stück stammt aus Aushubmaterial aus einem etwa 3 Meter mächtigen Bereich mit einer Knollenlage. Aus dem Bereich der Knollenlage kamen sowohl Leioceraten als auch Lytoceraten (*Pachylytoceras torulosum*) zum Vorschein, darüber und darunter waren Ammoniten stets verdrückt. Nach den begleitenden Arten *Leioceras opalinum* (REINECKE), *Pleydellia misera* (BUCKMAN), *Pleydellia buckmani* MAUBEUGE, *Pleydellia pseudoarcuata* MAUBEUGE und „*Pleydellia*“ cf. *costulata* (ZIETEN) handelt es sich hier um den Grenzbereich zwischen Lias und Dogger, da sowohl Faunenelemente aus dem *pseudoarcuata*-Horizont der Torulosum-Subzone als auch solche aus dem *misera*-Horizont der Opalinum-Subzone vorkommen (vgl. OHMERT 1993; OHMERT & ROLF 1994). Der Fundbereich ist also entweder stark kondensiert, oder die Aufsammlung stammt aus zwei unmittelbar übereinanderfolgenden Lagen. In Profilen der mittleren und östlichen Schwäbischen Alb ist nach bisheriger Kenntnis mit starker Kondensation in diesem Bereich zu rechnen (ETZOLD et al. 1989; OHMERT 1993). Nach seiner Erhaltung stimmt der Holotypus von *O. heubachense* n. sp. besser mit Faunenelementen des *pseudoarcuata*-Horizonts überein, so daß die Form noch dem jüngsten Lias nach heutiger Abgrenzung zugerechnet wird (die Torulosum-Subzone OPPELS wird in das Toarcium einbezogen). Auch die durch das seltene Vorkommen von *Catulloceras*, *Erycites* und *Bredyia* gekennzeichneten Einwanderungsereignisse aus der Tethys in der basalen Opalinuston-Formation Südwestdeutschlands (SCHWEIGERT 1996) fallen nach dieser Abgrenzung noch in den oberen Lias.

4. Bemerkungen zur mikroconchen Gattung *Onychoceras*

Die neue Art *Onychoceras vacekii* n. sp. vom Capo San Vigilio stellt den bislang einzigen Beleg dieser Gattung aus dem Mitteljura dar, während *O. heubachense* n. sp. aus dem Lias/Dogger-Grenzbereich zwischen *O. vacekii* n. sp. und den schon länger bekannten liassischen Formen vermittelt. Die liassischen Vertreter der Gattung *Onychoceras* wurden häufiger in Südfrankreich (MONESTIER 1921; RENZ 1963; GUEX 1967), sehr selten auch in Nord- und Süddeutschland gefunden (WUNSTORF 1905; ERNST 1925; HAHN 1962). Die meisten Funde scheinen sich auf die Dispansum-Zone zu konzentrieren. Auf eine wesentlich weitere paläogeographische Verbreitung der Gattung weisen Funde aus submarinen Spaltenfüllungen in Sizilien (WENDT 1963) sowie ein Einzelfund aus Thailand (BRAUN & JORDAN 1976) hin. Die sizilianischen Belege wurden nach Wendt (1963) teilweise bereits zusammen mit Faunenelementen der Bifrons-Zone gefunden. Daraus darf allerdings nicht auf ein entsprechend hohes Alter geschlossen werden, da es offenbar bei manchen Spalten zu mehrmaligen Reaktivierungen kam, so daß in ein und derselben Spalte Faunen aus verschiedenen Zeiten repräsentiert sein können.

Die Funde von *Onychoceras* wurden in der Regel gemeinsam mit Vertretern der Gattungen *Esericeras* bzw. *Phlyseogrammoceras* gemacht. Diese haben den Bau des Hohlkiels mit *Csernyeiceras* gemeinsam, doch besitzt die Skulptur noch einen stärker falcoiden Charakter. Die Gattung *Phlyseogrammoceras* kann nur stratigraphisch, nicht aber morphologisch von *Esericeras* abgegrenzt werden und wird deswegen als Synonym betrachtet. Die Herleitung von *Csernyeiceras* von der liassischen Gattung *Haugia* (vgl. Callomon & Chandler 1994) scheitert hingegen an deren abweichendem Dimorphismus. Der dimorphe Partner von *Haugia*, die mikroconche Gattung *Brodieia*, ist gekielt, wesentlich größer als *Onychoceras* und besitzt weder einen Wohnkammerknick noch eine Kapuze vor der Mündung (vgl. Gabilly 1976).

Bei außergewöhnlich gut erhaltenen Stücken von *Onychoceras* wurde eine mehr oder weniger ausgeprägte Spiralstreifung nachgewiesen (Renz 1963; diese Arbeit), was die hier angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen unterstreicht. Außerdem sind die auffällig einfach gestalteten Lobenlinien von *Onychoceras* und von *Oecoptychius* nahezu identisch (vgl. Renz 1963, Fig. 2 bzw. Schweigert & Dietze 1998, Abb. 1). Auf übereinstimmende frühontogenetische Stadien bei *Oecoptychius* und dessen dimorphem Partner *Phlycticeras* wurde bereits von Schweigert & Dietze (1998) hingewiesen.

5. Literatur

Ambrosi, L., Callomon, J. H., Cresta, S. & Pavia, G. (1991): Le associazioni ad ammoniti del'Aaleniano di Capo San Vigilio, Italia Nord orientale. – Palaeopelagos, **1**: 77–82, 1 Abb.; Roma.

Benshili, K. (1989): Lias – Dogger du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Sédimentologie, biostratigraphie et évolution paléogéographique. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **106**: 1–285, 24 Taf., 96 Abb.; Lyon.

Braun, E. v. & Jordan, R. (1976): The stratigraphy and paleontology of the Mesozoic sequence in the Mae-Sot area in western Thailand. – Geol. Jb., B, **21**: 5–51; Hannover.

Callomon, J. H. & Chandler, R. B. (1994): Some early Middle Jurassic ammonites of Tethyan affinities from the Aalenian of southern England. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 17–40, 8 Taf., 2 Abb.; Roma.

Callomon, J. H. & Cope, J. C. W. (1995): The Jurassic Geology of Dorset. – *In*: Taylor, P. D. (Hrsg.): Field Geology of the British Jurassic. 51–103, 34 Abb.; Bath (The Geological Society).

Callomon, J. H., Cresta, S. & Pavia, G. (1994): A revision of the classical Aalenian succession in the Middle Jurassic of San Vigilio, Lake Garda, Northern Italy. – Geobios, Mém. spéc., **17**: 103–110, 1 Abb.; Lyon.

Cecca, F., Cresta, S., Pallini, G. & Santantonio, M. (1991): Il Giurassico Umbro-Marchigiano: Progressi nel periodo 1982–1991 sulla paleontologia e biostratigrafia ad ammoniti. Riflessi sull'inquadramento degli eventi sedimentari. – Palaeopelagos, **1**: 83–112, 1 Abb.; Roma.

Cresta, S. (1994): Distribution stratigraphique des Hammatoceratidae au Toarcien et Aalénien des Apennins d'Ombie Marches (Italie). – Misc. Serv. Geol. Naz., **5**: 113–115, 1 Abb.; Roma.

Cresta, S. & Galácz, A. (1990): Mediterranean basal Bajocian ammonite faunas. Examples from Hungary and Italy. – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 165–198, 13 Taf., 3 Abb.; Roma.

Elmi, S. (1963): Les Hammatoceratina (Ammonitina) dans le Dogger inférieur du Bassin Rhodanien. – Trav. Lab. Géol. Lyon, N. S., **10**: 1–144, 11 Taf., 35 Abb.; Lyon.

Elmi, S. & Mouterde, R. (1997): Les faunes de *Czernyeiceras* (Hammatoceratinae, Ammonitina) à la limite du Toarcien et de l'Aalénien. – Cah. Univ. Cath. Lyon, Sér. Sci., **10**: 103–116, 3 Taf., 1 Tab.; Lyon.

Elmi, S., & Rulleau, L. (1993): Le Jurassique du Beaujolais méridional, bordure orientale du Massif Central, France. – Geobios, Mém. spéc., **15**: 139–155, 3 Taf., 8 Abb.; Lyon.

Ernst, W. (1925): Zur Stratigraphie und Fauna des Lias ζ im nordwestlichen Deutschland. II. Teil. – Palaeontographica, **66**: 1–126, 8 Taf., 10 Abb.; Stuttgart.

Etzold, A., Ohmert, W. & Balle, T. (1989): Toarcium und unterstes Aalenium im Gebiet der oberen Jagst nordöstlich Aalen. – Jh. Geol. Landesamt Baden-Württemberg, **31**: 23–67, 5 Taf., 8 Abb.; Freiburg i. Br.

Gabilly, J. (1976): Évolution et systématique des Phymatoceratinae et des Grammoceratinae (Hildocerataceae, Ammonitina) de la région de Touars, stratotype de Toarcien. – Mém. Soc. géol. France, N. S., **196**: 1–193, 30 Taf., 133 Abb., 36 Tab.; Paris.

Géczy, B. (1966): Ammonoidés jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie, Part. I, Hammatoceratidae. – Geol. Hungarica, **34**: 1–276, 44 Taf.; Budapest.

Guex, J. (1967): Dimorphisme sexuel d'un groupe d'*Hammatoceras* et position systématique du genre *Onychoceras*. – Bull. Lab. Géol., Minéral., Géophys. Mus. Géol. Univ. Lausanne, **168**: 1–12, 2 Taf.; Lausanne.

Hahn, W. (1962): *Onychoceras differens* Wunstorf und die „Onychoceraten" K. Frentzen's. Festschrift Hermann Aldinger, 79–83, 3 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

Hillebrandt, A. v. & Westermann, G. E. G. (1985): Aalenian (Jurassic) ammonite faunas and zones of the Southern Andes. – Zitteliana, **12**: 3–55, 10 Taf., 10 Abb.; München.

Jaworski, E. (1926): La fauna del Lias y Dogger de la Cordillera Argentina en la parte meridional de la Provincia de Mendoza. – Actas Acad. Nac. Ciencias Córdoba, **9**: 139–317, 12 Abb., 4 Taf., 1 Tab.; Buenos Aires. – [1926a]

– (1926): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide in den Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien). Teil 2. Lias und Dogger. – Geol. Rdschau, **27**: 373–427, 3 Taf., 30 Abb.; Berlin. – [1926b]

Möricke, W. (1894): Beiträge zur Geologie und Palaeontologie Südamerikas. II. Versteinerungen aus dem Lias und Unteroolith in Chile. – N. Jb. Mineral., Geol. Palaeont., Beil.-Bd., **9**: 1–100, 6 Taf.; Stuttgart.

Monestier, J. (1921): Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien supérieur, du sud-est de l'Aveyron. – Mém. Soc. géol. France, **54**, 44 S., 4 Taf.; Paris.

Ohmert, W. (1993): Zur Entwicklung der Grammoceratinae – Leioceratinae an der Toarcium-/Aalenium-Grenze Südwestdeutschlands. – Geol. Bl. NO-Bayern, **43**: 143–166, 2 Taf., 15 Abb.; Erlangen.

Ohmert, W. & Rolf, C., mit Beitr. von Mattes, R. (1994): The Aalenian boundaries at Wittnau (Oberhein area, south west Germany). – Misc. Serv. Geol. Naz., **5**: 33–61, 5 Taf., 9 Abb.; Roma.

Poulton, T. P., Detterman, R. L., Hall, R. L., Jones, D. L., Peterson, J. A., Smith, P., Taylor, D. G., Tipper, H. W. & Westermann, G. E. G. (1992): Western Canada and United States. – *In*: Westermann, G. E. G. (Hrsg.): Jurassic of the Circum-Pacific. 29–92, 26 Abb.; New York (Cambridge University Press).

Quenstedt, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

Renz, O. (1966): Über die Gattung *Onychoceras* (Ammonoidea) im Oberen Toarcien des Département de l'Aveyron in Frankreich. – Eclogae geol. Helvet., **59**: 467–483, 2 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Basel.

Riccardi, A. C. (1992): Biostratigraphy of west-central Argentina. – *In*: Westermann, G. E. G. (Hrsg.): Jurassic of the Circum-Pacific. 139–141; New York (Cambridge University Press).

Roman, F. & Boyer, P. (1923): Sur quelques ammonites de la zone à *Ludwigia murchisonae* du Lyonnais. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **4**: 1–48, 9 Taf.; Lyon.

Rulleau, L. (1996): Les Hammatoceratidae du Toarcien et de l'Aalénien de la region lyonnaise. 14 S., 37 Taf., 4 Abb.; Lozanne (Comité d'Entreprise des Ciments Lafarge édition).

SCHWEIGERT, G. (1996): Seltene Ammoniten aus dem Opalinuston (Unter-Aalenium) des Schwäbischen Jura (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **244**: 1–17, 4 Taf.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G. & DIETZE, V. (1998): Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* HYATT – *Oecoptychius* NEUMAYR (Strigoceratidae, Mitteljura). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **269**: 1–59, 2 Abb., 10 Taf.; Stuttgart.

– & – (1999): *Oecoptychius* – des Rätsels Lösung. – Fossilien, **1999/1**: 51–58, 7 Abb.; Korb.

TAYLOR, D. C. (1988): Middle Jurassic (late Aalenian and early Bajocian) ammonite biochronology of the Snowshoe Formation, Oregon. – Oregon Geology, **50**: 123–138, 4 Taf., 3 Abb.; Portland/Oregon.

VACEK, M. (1886): Über die Fauna der Oolithe von Cap S. Vigilio. – Abh. k.-k. geol. Reichsanst., **12**: 57–212, 20 Taf., 3 Abb.; Wien.

WENDT, J. (1971): Genese und Fauna submariner sedimentärer Spaltenfüllungen im mediterranen Jura. – Palaeontographica, A, **136**: 122–192, 4 Taf., 20 Abb., 7 Tab.; Stuttgart.

WESTERMANN, G. E. G. (1969): The Ammonite Fauna of the Kialagvig Formation at Wide Bay, Alaska Peninsula, Part II. *Sonninia sowerbyi* Zone (Bajocian). – Bull. Amer. Paleont., **57**(256): 5–226, 47 Taf., 57 Abb.; Ithaca/New York.

– (1971): Ammonite Succession of the Middle Jurassic in the Southern Andes. – *In*: Colloque du Jurassique à Luxembourg 1967. Mém. B. R. G. M., **75**: 423–430, 1 Tab.; Luxembourg.

WESTERMANN, G. E. G. & RICCARDI, A. C. (1972): Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine-Chilean Andes. – Palaeontographica, A, **140**: 1–116, 31 Taf., 40 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1972a]

– & – (1972): Amonitas y estratigafía del Aaleniano-Bayociano en los Andes Argentino-Chilenos. – Ameghiniana, **9**: 357–385, 7 Abb., 1 Tab.; Buenos Aires. – [1972b]

– & – (1982): Ammonite Faunas from the Early Middle Jurassic of Mendoza Basin, Argentina. – J. Paleont., **56**: 11–41, 6 Taf., 7 Abb.; Lawrence.

– & – (1985): Middle Jurassic ammonite evolution in the Andean Province and emigration to Tethys. – *In*: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary cycles. 6–34, 9 Abb., 1 Tab.; Berlin.

WUNSTORF, W. (1905): Die Fauna der Schichten mit *Harpoceras dispansum* LYC. vom Gallberg bei Salzgitter. – Jb. königl. Preuß. geol. Landesanst., **25**: 488–525, 4 Taf.; Berlin.

Adressen der Autoren:

Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert@gmx.de.
Volker Dietze, Benzstr. 9, D-73469 Riesbürg.
E-mail: v.dietze@t-online.de.
Thomas Balle, Eichenzellergasse 7, D-73575 Leinzell.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 295	43 S., 13 Taf., 4 Abb.	Stuttgart, 31. 10. 2000

Feinstratigraphie und Ammonitenfauna der Acris-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, Süddeutschland)

Bed-by-bed stratigraphy and ammonite fauna of the Acris Subzone (Parkinsoni Zone, Late Bajocian, Middle Jurassic) in the Ipf area (Eastern Swabian Alb, S Germany)

Von Volker Dietze, Riesbürg

Mit 13 Tafeln und 4 Abbildungen

Abstract

Two new faunal horizons are described from the Parkinsonien-Oolith of the eastern Swabian Alb: *subarietis* α and *subarietis* β horizons, Acris Subzone, Parkinsoni Zone (Late Bajocian). The *subarietis* α horizon seems to represent the oldest known faunal horizon in the Acris Subzone. The shortly described ammonite fauna is dominated by the genera *Parkinsonia* and *Garantiana*. The new macroconch species *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. is described from Dorset and S Germany.

Zusammenfassung

Aus dem Parkinsonien-Oolith der östlichen Schwäbischen Alb werden 2 Ammoniten-Faunenhorizonte in der Acris-Subzone, Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium) beschrieben: der *subarietis* α- und der *subarietis* β-Horizont. Der *subarietis* α-Horizont ist nach bisherigem Kenntnisstand der älteste Faunenhorizont der Acris-Subzone. Die von Parkinsonien und Garantianen dominierte Ammonitenfauna beider Horizonte wird kurz charakterisiert. Natürliche Zusammenhänge zwischen den beschriebenen Morphospezies werden angedeutet. Eine neue makroconche Art der Gattung *Parkinsonia*, *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. wird aus Dorset und Süddeutschland beschrieben.

1. Einleitung

Der Ipf liegt am Rand der östlichen Schwäbischen Alb. Noch im letzten Jahrhundert existierten in seiner unmittelbaren Umgebung zahlreiche kleine Gruben und Steinbrüche in Schichten des Mittleren Jura, in denen Fossilien gesammelt wurden. Insbesondere QUENSTEDT (1886–1887) beschrieb zahlreiche Fossilien vom Ipf (damals noch als „Nipf" bezeichnet).

Die Dissertation von BENTZ (1924a) stellt bis heute die umfassendste Darstellung des Mittleren Jura am Ipf dar. Noch im gleichen Jahr publizierte dieser Autor eine verbesserte Faunenliste (BENTZ 1924b). WETZEL (1924) versuchte eine Korrelation der Schichtfolge am Ipf mit derjenigen von Bielefeld. BENTZ (1926, 1928) beschäftigte sich anschließend nochmals mit den Schichten am Ipf. Die Untersuchungen von SCHMIDTILL & KRUMBECK (1931) und weiterer Autoren erbrachten keine neuen Informationen über das Untersuchungsgebiet.

In jüngerer Zeit wird in Veröffentlichungen von DIETL (1982) sowie von DIETZE & SCHWEIGERT (2000) auf den entsprechenden stratigraphischen Abschnitt und dessen Fossilführung im Ipf-Gebiet eingegangen.

In den letzten Jahren boten günstige Aufschlussverhältnisse die Möglichkeit, den Bifurcaten- und den Parkinsonien-Oolith (Niortense-Zone bis basale Zigzag-Zone) am Ipf bio- und chronostratigraphisch genau zu untergliedern. Als erstes Ergebnis soll hier die Feinstratigraphie und Ammonitenführung der Acris-Subzone näher vorgestellt werden, weitere Veröffentlichungen sind beabsichtigt.

Sämtliche Funde stammen, soweit nicht anders vermerkt, aus der Sammlung des Autors. Die abgebildeten Ammoniten wurden in die Sammlung des SMNS übergeben.

Abkürzungen:
[m]: mikroconche Ammonitenart
[M]: makroconche Ammonitenart
SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart
D: Durchmesser; D1: an anderer Stelle gemessener Durchmesser; Nw: Nabelweite; n: Nw/D; Wb: Windungsbreite, Wh: Windungshöhe; Pr: Anzahl der Primärrippen auf dem letzten erhaltenen Umgang

Dank

N. SCHAFFELD (Verden) und M. STOLMAR (Stuttgart) stellten interessante Funde zur Verfügung; ersterer war auch im Gelände eine tatkräftige Hilfe. Mit R. B. CHANDLER (Whyteleafe) und H. GAUTHIER (Paris) wurden zahlreiche interessante Diskussionen geführt. H. JAHNKE (Göttingen), G. DIETL (Stuttgart), H. GAUTHIER und A. LIEBAU (Tübingen) bin ich für die Anfertigung und Überlassung zahlreicher Abgüsse von WETZEL- und QUENSTEDT-Originalen zu großem Dank verpflichtet. M. K. HOWARTH (London) überprüfte BUCKMAN-Originale.

Besonderer Dank gilt J. H. CALLOMON (London), G. DIETL (Stuttgart) und G. SCHWEIGERT (Stuttgart) für intensive Diskussionen, sehr wichtige Hinweise und kritische Anmerkungen zum Manuskript. R. B. CHANDLER und R. SCHLEGELMILCH (Aalen) fertigten einen Teil der Fotoarbeiten an, unterstützt durch einen Zuschuß der Geologengruppe Ostalb e.V. (Aalen).

2. Beschreibung der Profile

2.1. Allgemeines

Der ca. 90 cm mächtige Parkinsonien-Oolith wird im Gebiet um den Ipf öfters bei Baumaßnahmen aufgeschlossen. Im Jahr 1996 bot sich in der Aalener Straße in Bopfingen (B-Aa) die Gelegenheit, den Parkinsonien-Oolith in unverwittertem Zustand zu untersuchen. Aus mehreren Metern Tiefe wurde dieser Schichtkomplex als kompakte Einheit vom Bagger ausgehoben und konnte auf der Halde Zentimeter für Zentimeter durchgeklopft werden. Dabei zeigte sich, daß sich im Parkinsonien-Oolith mehrere Faunenhorizonte im Sinne von Callomon (1995) im Bereich von der Tetragona-Subzone der Garantiana-Zone bis zur Convergens-Subzone des untersten Bathoniums unterscheiden lassen. Zwar ist innerhalb der einzelnen unterscheidbaren Schichten des Parkinsonien-Ooliths eine deutliche Bioturbation zu beobachten, doch reicht diese – jedenfalls im hier näher vorgestellten Profilabschnitt – nicht über den Bereich dieser jeweils differenzierbaren Schichten hinaus. Im Jahr 2000 konnten bei einer weiteren Großbaustelle in der Aalener Straße zusätzliche Informationen gewonnen werden. Ergänzt werden diese Beobachtungen durch Untersuchungen im unmittelbar benachbarten Oberdorf anläßlich der Erschließung eines Baugebietes beim Jüdischen Friedhof (Ob-Jü) im Jahre 1999.

Wie schon bei Bentz (1924a) und Dietl (1982) wird der Begriff des Bifurcaten-Ooliths (= **B**) für die direkt unter dem Parkinsonien-Oolith (= **P**) befindlichen Schichten verwendet.

Bis auf *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. (Chronospezies) werden sämtliche Ammonitenarten im Sinne reiner Morphospezies verwendet

2.2. Beschreibung des Profils von Bopfingen-Aalener Straße

Detaillierte Profilaufnahmen in Bopfingen-Oberdorf am Jüdischen Friedhof (Ob-Jü), in der Karksteinstraße, Bopfingen-Jahnstraße, Bopfingen-Galaterweg sowie im nahegelegenen Röttingen bestätigen, daß die Schichtabfolge im Parkinsonien-Oolith des Gebiets sehr konstant ist. Das Profil von B-Aa kann somit also Standardprofil für den Bereich der Acris-Subzone am Ipf betrachtet werden. Der am Ipf ziemlich gleichbleibend ca. 90 cm mächtige, charakteristisch rot gefärbte und stark eisenoolithische Parkinsonien-Oolith (**P**) wird vom ca. 45–70 cm mächtigen Bifurcaten-Oolith (**B**) unterlagert (Abb. 1).

Schicht P 1 – Der basale Schichtabschnitt des Parkinsonien-Ooliths schwankt in seiner Mächtigkeit zwischen 5 und 15 cm, selten bis zu 20 cm und läßt sich in frischem Zustand lithologisch in zwei Abschnitte unterteilen, die einander sehr ähneln, jedoch von den darüber abgelagerten Schichten von **P 2** an aufwärts deutlich unterschieden werden können. Die Schicht **P 1** ist relativ weich und mürbe und durch das Vorkommen zahlreicher Muscheln und Grabgänge charakterisiert. Der unregelmäßige Bruch ist wohl auf die starke Bioturbation zurückzuführen.

Manchmal ist der unterste Abschnitt **P 1a** erheblich reduziert, manchmal schwillt er bis zu einer Mächtigkeit von maximal 10 cm an. Er enthält eine charakteristische und reiche Ammoniten-Fauna des jüngsten Faunenhorizonts der Tetragona-Subzone („**P 1aii**“ in Abb. 1). An der Unterseite der Schicht befindet sich der nächstältere Faunenhorizont derselben Subzone („**P 1ai**“ in Abb. 1).

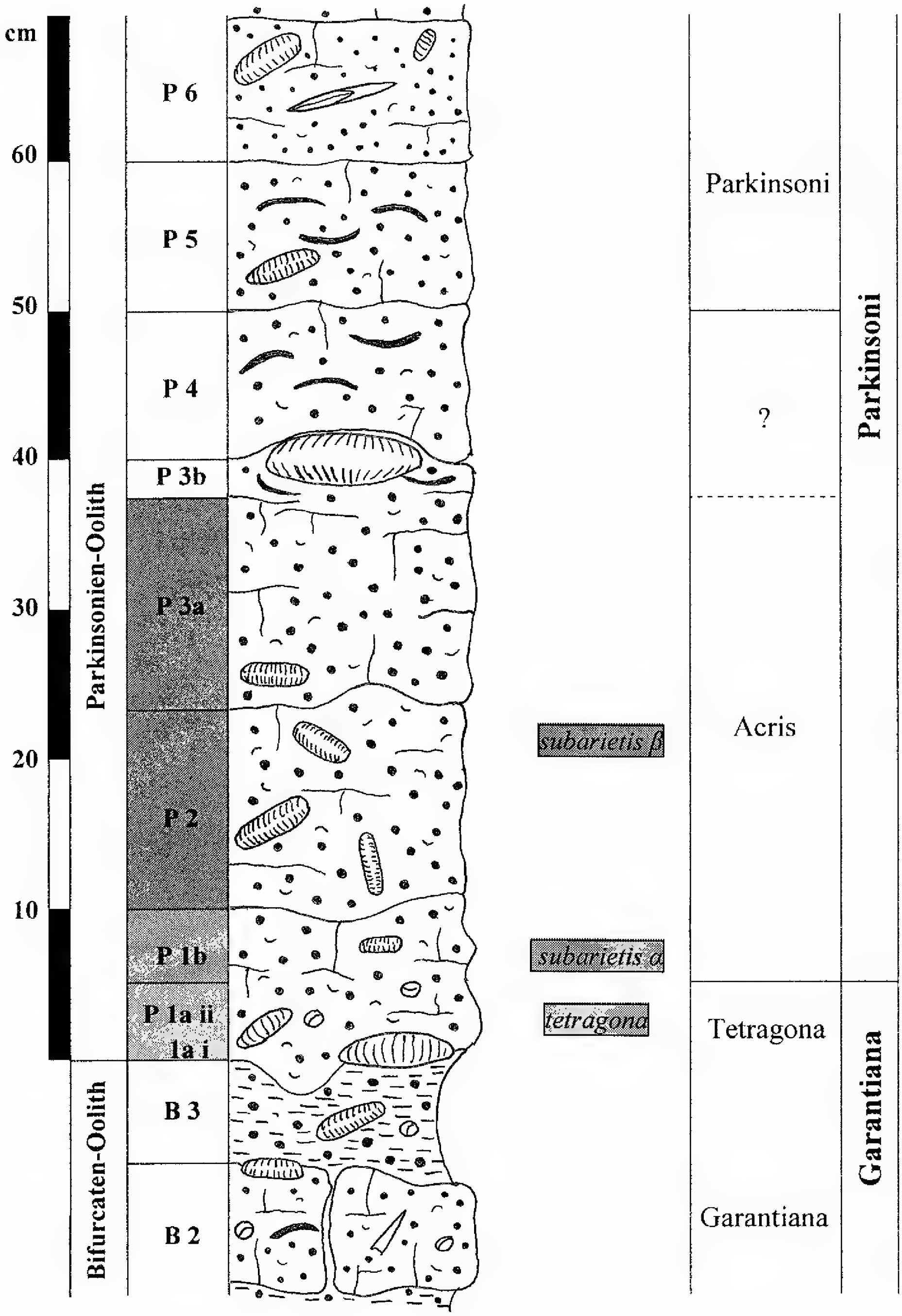

cm
60
50
40
30
20
10
Parkinsonien-Oolith
Bifurcaten-Oolith
P 6
P 5
P 4
P 3b
P 3a
P 2
P 1b
P 1a ii
1a i
B 3
B 2
subarietis β
subarietis α
tetragona
Parkinsoni
?
Acris
Tetragona
Garantiana
Parkinsoni
Garantiana

Abb. 1. Stratigraphie und Schichtenfolge des Übergangsbereiches Garantiana/Parkinsoni-Zone in Bopfingen/Ipf, Aalener Straße.

In unverwitterten Aufschlüssen mit der Schicht **P 1a** ohne Schichtfuge fest verbunden, folgt Schicht **P 1b** (max. 10 cm mächtig), die sich dann jedoch deutlich durch ihre rötlichere Färbung von Schicht **P 1a** unterscheiden läßt, während ihre fazielle Ausbildung ansonsten sehr ähnlich ist. In der Schicht **P 1b** finden sich nun erstmals Parkinsonien neben selteneren Garantianen und Perisphinctiden. Die Ammoniten zeigen angewittert eine typisch gelbliche Färbung.

Schicht P 2 – Die erste härtere Bank des Parkinsonien-Ooliths, **P 2**, ist meist 10–15 cm mächtig und besitzt eine tiefrote Färbung, die gelegentlich zu pink oder braun wechseln kann. Diese Schicht ist sehr stark eisenoolithisch und durch ihre viel härtere Ausbildung auch in verwitterten Profilen gut von der unterlagernden Schicht **P 1** unterscheidbar. Von den Schichten **P 1** und **P 3** wird die Schicht **P 2** jeweils durch eine deutliche Schichtfuge getrennt. Ammoniten, insbesondere Parkinsonien, sind nunmehr die mit Abstand häufigsten Faunenbestandteile. Daneben finden sich vor allem Garantianen aus der *alticosta*-Gruppe.

Schicht P 3 – Hierbei handelt es sich um eine 10–20 cm mächtige, in unverwittertem Zustand lila und rot gefärbte Schicht mit wenigen Ammoniten (**P 3a**). Im oberen Bereich der Bank (**P 3b**) fanden sich einige makroconche Parkinsonien neben zahlreichen zusammengeschwemmten, dickschaligen Muscheln. Von den benachbarten Schichten wird **P 3** je durch eine deutliche Schichtfuge getrennt.

Im Aufschluß Ob-Jü fand sich eine makroconche *Parkinsonia* in der Schicht **P 3**; mikroconche Parkinsonien konnten an dieser ca. 500 m von B-Aa entfernten Fundstelle aus Schicht **P 3** nicht geborgen werden.

Schicht P 4 – Diese Schicht ist als ca. 10 cm mächtige, rötliche, eisenoolithische, verfestigte Mergelkalkbank ausgebildet. Sie wird durch zahlreiche dickschalige Muscheln gekennzeichnet. Aus diesem Schichtpaket, das von den über- und unterlagernden Schichten im Aufschluss B-Aa durch deutliche Schichtfugen abgetrennt ist, konnten bisher keine Ammoniten gewonnen werden.

Schicht P 5 – Dies ist ein leicht kenntlicher, tiefroter Abschnitt des Parkinsonien-Ooliths mit dichtgepackten Eisenooiden. Die maximal 10 cm mächtige Bank ist teilweise extrem hart, teilweise aber auch ziemlich mürbe. Abgesehen von Ammoniten ist die Bank im Aufschluß B-Aa sehr fossilreich; vor allem finden sich große, dickschalige Muscheln. Lediglich eine einzelne *Parkinsonia* cf. *parkinsoni* konnte im Aufschluß B-Aa aus dieser Schicht geborgen werden. Aufsammlungen in Ob-Jü lieferten einige großwüchsige makroconche Parkinsonien der *dorsetensis*-Gruppe, die jedoch stets im Übergangsbereich zur Schicht **P 6** liegen und deren obere Hälfte submarin erodiert ist. Schicht **P 5** ist somit schon eindeutig in die Parkinsoni-Subzone zu stellen.

3. Ammoniten-Faunenhorizonte in der Acris-Subzone am Ipf

3.1. Bemerkungen zur Terminologie der Faunenhorizonte

Der Artname *subarietis* geht auf Wetzel (1911) zurück, der damit relativ evolute Parkinsonien aus den „unteren und oberen Parkinsonienschichten“ von Bethel bei

Bielefeld benannte. Die Art *subarietis* wurde – obwohl das Ipf-Gebiet nicht deren Typuslokalität ist – deshalb als Index ausgewählt, weil sie eine typische Art beider beschriebenen Faunenhorizonte am Ipf darstellt und im Variabilitätsspektrum der dort vorkommenden Parkinsonien jeweils ein Häufigkeitsmaximum repräsentiert.

RENZ (1904) stellte unter Bezugnahme auf ein Exemplar aus dem „Eisenoolith des Braunjura epsilon" vom Ipf (*Ammonites parkinsoni planulatus* QUENSTEDT 1887, Taf. 71, Fig. 19) die Variante *Parkinsonia parkinsoni* SOW. var. *radiata* RENZ auf (= *P. radiata* RENZ). Hierbei handelt es sich um eine 25,5 mm messende Innenwindung einer *Parkinsonia* aus einem der beiden hier beschriebenen stratigraphischen Abschnitte. Diese Art bzw. Variante ist jedoch als nomen dubium zu behandeln, da sie nicht eindeutig charakterisiert werden kann und erscheint somit als Index ungeeignet.

P. arietis WETZEL ist ebenfalls als Index-Art ungeeignet, obwohl einer der drei Syntypen WETZELS aus den hier beschriebenen Faunenhorizonten vom Ipf stammt (*Ammonites parkinsoni planulatus* in QUENSTEDT 1887: 599, Taf. 71, Fig. 20). Es handelt sich nämlich innerhalb des Variabilitätsspektrums um eine extrem weitnabelige und weitständig berippte Art. Zudem bezeichnete NICOLESCO (1927: 22) das von WETZEL (1911: 185, Taf. XIII, Fig. 17) aus Bielefeld abgebildete Exemplar („Horizont: untere und obere Parkinsonienschichten, wohl mit Ausnahme der obersten Lagen") als „holotype", weshalb das QUENSTEDTsche Stück vom Ipf nicht mehr als Lectotypus in Frage kommt.

3.2. Der *subarietis* α-Horizont

Bei diesem Faunenhorizont in der Schicht **P 1b** handelt es sich wohl um den bisher ältesten detailliert beschriebenen Faunenhorizont der Acris-Subzone. Er ist gekennzeichnet durch das schlagartige Auftreten von Ammoniten der Gattung *Parkinsonia*, die diesen Faunenhorizont am Ipf zahlenmäßig klar dominiert. Die Parkinsonien-Vergesellschaftung, von der erstaunlicherweise nur Mikroconche geborgen werden konnten, gruppiert sich um die Arten *P. arietis* und *P. subarietis*. Relativ häufig findet sich noch die mikroconche *Pseudogarantiana minima*, während makroconche Garantianen nur in einigen wenigen Exemplaren gefunden werden konnten. Bei letzteren handelt es sich um Formen, die sich noch eng an die Garantianen der liegenden Schicht **P 1a** (Tetragona-Subzone, jüngster Faunenhorizont „**P 1aii**", s. S. 3 und Abb. 1) anschließen. Als Besonderheit fanden sich noch ein *Spiroceras* cf. *annulatum* sowie einzelne Perisphinctiden.

Die Abgrenzung des *subarietis* α-Horizontes nach unten ist klar. In der liegenden Schicht **P 1a** fehlen Parkinsonien völlig. Die Garantianen beider Horizonte weisen jedoch enge Beziehungen auf. In beiden Horizonten finden sich Formen der *tetragona*-Gruppe, also relativ großwüchsige Garantianen, bei denen die ventrale Rippenüberquerung schon zu Beginn der Wohnkammer oder noch früher beginnt, sowie Garantianen der *quenstedti*-Gruppe. Die Perisphinctidenfauna beider Horizonte unterscheidet sich quantitativ deutlich voneinander. Während im *tetragona*-Horizont mikroconche Vermisphincten und Bigotiten sehr häufig sind, fanden sich im *subarietis* α-Horizont nur einige wenige Perisphinctiden. Es ist im Hinblick auf die enge Beziehung der Garantianenfauna davon auszugehen, daß zwischen dem *tetragona*- und dem *subarietis* α-Horizont keine größere zeitliche Lücke vorhanden ist. Die Unterschiede in der Perisphinctiden-Fauna sind wahrscheinlich auf paläoökologische Faktoren zurückzuführen, während das plötzliche Auftauchen von Parkinsonien im *subarietis* α-Horizont am plausibelsten mit einer plötzlichen Zuwanderung dieser Ammonitengattung erklärt werden kann.

Ammonitenfauna des *subarietis* α-Horizontes:

Schicht P 1b: *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* Wetzel [m] (sehr häufig, Taf. 1, Fig. 3)
P. (Parkinsonia) arietis Wetzel [m] (häufig, Taf. 1, Fig. 1)
Übergangsformen zwischen vorstehenden Arten (sehr häufig)
Garantiana tetragona Wetzel [M] (sehr selten, Taf. 2, Fig. 2)
G. quenstedti Wetzel [M] (sehr selten, Taf. 2, Fig. 1)
Pseudogarantiana minima (Wetzel) [m] (gelegentlich, Taf. 2, Fig. 3)
Vermisphinctes (?Prorsisphinctes) sp. [?M] (sehr selten, Taf. 3, Fig. 3)
Vermisphinctes (Vermisphinctes) sp. [m] (sehr selten)
Microbajocisphinctes? bigotitoides Fernández López [m] (sehr selten, Taf. 3, Fig. 1)
Spiroceras cf. *annulatum* (Deshayes) [m] (det. G. Dietl, sehr selten, Taf. 3, Fig. 2)

3.3. Der *subarietis* β-Horizont

Wie im *subarietis* α-Horizont, so dominieren auch in diesem Horizont (Schichten **P 2** und **P 3a**) die Parkinsonien. Allerdings läßt sich ein evolutiver Entwicklungsschritt der Gattung *Parkinsonia* erkennen. Neben den schon im *subarietis* α-Horizont auftretenden Arten *P. arietis* und *P. subarietis* finden sich jetzt zusätzlich die Arten *P. acris* und *P. rarecostata*. Zudem treten in diesem Horizont erstmals makroconche Parkinsonien der Untergattung *Durotrigensia* auf. Die Garantianen-Fauna, die wiederum nur ein untergeordnetes Faunenelement darstellt – das Verhältnis von Garantianen zu Parkinsonien beträgt ca. 1 : 50 – hat sich ebenfalls weiterentwickelt. Charakteristisch ist nun die *alticosta*-Gruppe, daneben fanden sich interessante Formen, die sowohl morphologische Merkmale von *G. tetragona* und *G. quenstedti* als auch von *G. alticosta* zeigen. Mit Ausnahme eines Polyplectiten wurden bisher am Ipf in diesem Faunenhorizont keine weiteren Ammonitengruppen nachgewiesen.

Der Vergleich der Parkinsonien-Populationen (siehe Kap. 5.1.) beider Horizonte belegt, daß zwischen dem *subarietis* α- und dem *subarietis* β-Horizont keine größere Schichtlücke vorliegt, sondern beide eng aufeinanderfolgen. Zum Hangenden scheint indessen am Ipf eine Schichtlücke vorhanden zu sein. Die Schicht **P 3a** wird noch dem *subarietis* β-Horizont zugerechnet, da die seltenen Funde von Parkinsonien keinen evolutiven Entwicklungsschritt erkennen lassen. Die Fundlage mit makroconchen Parkinsonien in der Schicht **P 3b** ist im Hinblick auf das Fehlen charakteristischer Ammonitenfunde biostratigraphisch momentan nicht eindeutig einzuordnen. Die Funde von *P. (Durotrigensia)* cf./aff. *bradstockensis* n. sp. deuten allerdings daraufhin, daß dieser Abschnitt auch noch der Acris-Subzone zugehörig sein dürfte. Die Schicht **P 5** ist dagegen aufgrund des Nachweises einer *P.* cf. *parkinsoni* schon sicher in die Parkinsoni-Subzone zu stellen.

Ammonitenfauna des *subarietis* β-Horizontes:

Schicht P 3a: *Parkinsonia (Parkinsonia) arietis* Wetzel [m] (sehr selten)
P. (Parkinsonia) subarietis Wetzel [m] (sehr selten, Taf. 6, Fig. 2)
P. (Parkinsonia) cf. *acris* Wetzel [m] (sehr selten, Taf. 7, Fig. 2)
P. (Durotrigensia) bradstockensis n. sp. [M] (sehr selten)
Garantiana cf. *longidens* Buckman *non* Qu. [M] (sehr selten, Taf. 11, Fig. 3)

Schicht P 2: *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* WETZEL [m] (sehr häufig, Taf. 5, Fig. 1–2)
P. (Parkinsonia) arietis WETZEL [m] (häufig, Taf. 4, Fig. 1–2)
P. (Parkinsonia) acris WETZEL [m] (selten, Taf. 8, Fig. 1)
P. (Parkinsonia) rarecostata (BUCKMAN) [m] (selten, Taf. 6, Fig. 1)
Übergangsformen zwischen vorstehenden Arten (sehr häufig, Taf. 4, Fig. 3, Taf. 5, Fig. 3, Taf. 7, Fig. 1 u. Taf. 8, Fig. 2–4)
P. (Durotrigensia) bradstockensis n. sp. [M] (sehr selten, Taf. 9–10)
Garantiana alticosta WETZEL [M] (selten, Taf. 11, Fig. 1)
G. coronata WETZEL [M] (sehr selten, Taf. 12, Fig. 1)
G. cf. *pompeckji* WETZEL [M] (sehr selten, Taf. 11, Fig. 4)
G. depressa WETZEL [M] (sehr selten, Taf. 11, Fig. 5)
G. bentzi WETZEL [M] (sehr selten, Taf. 12, Fig. 2)
G. aff. *tetragona* WETZEL (n. sp.?) [M] (selten, Taf. 13, Fig. 1–2)
Pseudogarantiana minima (WETZEL) [m] (sehr selten, Taf. 11, Fig. 2)
Cadomites (Polyplectites) cf. *dorni* (ROCHE) [m] (sehr selten, Taf. 12, Fig. 3)

3.4. Verbreitung und Korrelation der beschriebenen Faunenhorizonte

Beide Faunenhorizonte sind sicher bis nach Röttingen nachweisbar (DIETZE & SCHWEIGERT 2000; vgl. auch Taf. 1, Fig. 2). Zumindest der *subarietis* β-Horizont kann bis in den Aalener Raum verfolgt werden, mit großer Wahrscheinlichkeit bis zum Stuifen und Rechberg, wie die Bemerkungen von STAHLECKER (1935: 104) nahelegen, der *P. subarietis*, *P. acris* („ausnahmslos ältere, evolute Formen") und *G. alticosta* von dort beschreibt. Im Vorland der mittleren Schwäbischen Alb (WETZEL 1924) und der Zollernalb (DIETL & HUGGER 1979) finden sich gleichfalls charakteristische Ammoniten aus der Acris-Subzone, allerdings steht für diese Gebiete die feinstratigraphische Bearbeitung noch aus. In der Gegend von Geisingen/Donau (Westalb) scheinen beide am Ipf vorhandenen Faunenhorizonte der Acris-Subzone ebenfalls nachweisbar zu sein, wie bislang unpublizierte Aufsammlungen im SMNS und in einer Privatsammlung (Slg. STAPPENBECK) belegen (vgl. DIETL & RIEBER 1980). OHMERT (1999) nennt von Riedböhringen (Wutach-Gebiet) Funde von *P. acris* und *P. rarecostata*, was ein deutlicher Hinweis auf mit dem *subarietis* β-Horizont altersgleiche Ablagerungen ist.

Hobbysammler konnten den *subarietis* β-Horizont auch südlich von Schwandorf in der Oberpfalz nachweisen (Slg. ERMER u. KRIEGER); für diesen Befund sprechen auch einige der von SCHMIDTILL & KRUMBECK (1931) aus diesem Raum abgebildeten Parkinsonien.

Ein Großteil der „unteren" und wohl auch ein Teil der „oberen Parkinsonienschichten" WETZELS (1911, 1924) von Bielefeld dürfte zeitgleich mit dem *subarietis* α-Horizont sowie dem *subarietis* β-Horizont sein, wie die teilweise nahezu identischen Formen vom Ipf und von Bielefeld nahelegen.

Aus der Normandie (Feuguerolles-sur-Orne) beschrieben GAUTHIER et al. (1995: 322, 1996: 41) drei Faunenhorizonte in der Acris-Subzone (Abb. 2). Im untersten „horizon à Acris" treten schon die Arten *P. acris* und *P. rarecostata* sowie makroconche Parkinsonien auf, was etwaige Altersgleichheit mit dem *subarietis* β-Horizont nahelegt. Die Angabe fragmentarischer Funde von *Garantiana tetragona*, dieser Befund wäre eher ein Indiz für eine Korrelation mit dem *subarietis* α-Horizont, ist demgegenüber nicht so aussagekräftig, da es sich dabei auch um Übergangsformen von *G. tetragona* zu *G. alticosta* handeln kann, wie Abbildungen von Funden aus der Tetragona-Subzone zeigen (GAUTHIER et al. 1996, Taf. 12, Fig. 1–2). Der

Zone	**Subzone**	**Normandie (Feuguerolles-sur-Orne)**	**Schwäbische Alb (Ipf-Gebiet)**		**Dorset (Burton Bradstock)**	**Subzone**	**Zone**
Parkinsoni	Parkinsoni	⇧ ?			*parkinsoni α*	Truellei	Park.
	Acris	*pseudoparkinsoni* ⇧ ? *(?)* intermédiaire ⇩ ? *acris*	*subarietis β* *subarietis α*		*rarecostata*	Acris	Garant.
Garantiana	Tetragona		*tetragona*			Tetragona	

Abb. 2. Korrelation der bisher beschriebenen Ammoniten-Faunenhorizonte der Acris-Subzone (Ober-Bajocium) der Normandie (Feuguerolles-sur-Orne; Gauthier et al. 1996) und Südenglands (Burton Bradstock; Callomon & Cope 1995) mit denjenigen des Ipf-Gebietes (östliche Schwäbische Alb.

mittlere „horizon" ist gänzlich unspezifisch. Der „horizon à Pseudoparkinsoni" kann ebenfalls nicht eindeutig korreliert werden. Die beschriebene Ammonitenfauna mit großen makroconchen Parkinsonien [= *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp.], begleitet von Mikroconchen aus der *subarietis/rarecostata*-Gruppe und *P. ?pseudoparkinsoni* nebst *G.* gr. *alticosta* spricht eher für eine mögliche Gleichaltrigkeit mit dem Horizont der *P. rarecostata* (= Bj-26b) (vgl. Callomon & Cope 1995) oder ist eventuell sogar noch etwas jünger. Diese Feststellung kann jedoch erst dann mit einiger Bestimmtheit getroffen werden, wenn genügend Parkinsonien aus dem „horizon à Pseudoparkinsoni" eine Betrachtung des Variabilitätsspektrums der Parkinsonien ermöglichen, was bisher nicht der Fall ist. Im Profil von Sully bei Bayeux ist es Pavia (1994) nicht gelungen, Faunenhorizonte zu unterscheiden („Biochronology: late Garantiana to early Parkinsoni Chronorecords [taphorecord 5/2]"). Auch die von Gabilly et al. (1971; vgl. auch Rioult et al. 1997) aus der Vendée beschriebene *subarietis*-Subzone (u.a. mit *P. subarietis*, *P. acris*, *P. rarecostata*, *G. longidens*, *G. alticosta*, *G.* aff. *tetragona*) könnte in ihrem untersten Horizont einen äquivalenten Zeitabschnitt wie die hier beschriebenen Faunenhorizonte vom Ipf erfassen.

Im „Astarte-Bed" der Dorsetküste Englands fehlen sowohl der *subarietis* α-Horizont wie auch der *subarietis* β-Horizont, wie ein direkter Vergleich der Funde vom Ipf und von Burton Bradstock (im Juni 1999 zusammen mit J. H. Callomon und R. B. Chandler) gezeigt hat. Vielmehr sind die Horizonte vom Ipf älter als der dortige Faunenhorizont Bj-26b (*Parkinsonia rarecostata*, vgl. Callomon & Cope 1995). Neue Aufsammlungen in Sherborne scheinen einen ersten Hinweis auf einen älteren Faunenhorizont als den Faunenhorizont Bj-26b in der Acris-Subzone Südenglands zu geben (Chandler et al. 1999).

Beim Horizont Bj-26b handelt es sich somit um den bisher einzigen sicher identifizierbaren nächstjüngeren Faunenhorizont der Acris-Subzone, der auf den *subarietis* β-Horizont folgt. Der Horizont Bj-26b scheint allerdings in Süddeutschland und in Bielefeld zu fehlen.

Alle anderen Angaben in der sehr umfangreichen einschlägigen Literatur – charakteristische Ammoniten der Acris-Subzone werden von Spanien bis zum Kaukasus und dem Iran beschrieben – sind viel zu vage, um daraus sichere Schlüsse bezüglich einer Korrelation mit den Ammoniten-Faunenhorizonten vom Ipf ziehen zu können.

4. Beschreibung einer neuen Art der Gattung *Parkinsonia*

Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis n. sp. [M]

Abb. 3–4; Taf. 9–10

1911 *Parkinsonia Neuffensis* OPPEL sp. – WETZEL, S. 210 pars, Taf. 18, Fig. 1, non Fig. 2–3.
1927 *Parkinsonia Orbignyana* WETZEL. – NICOLESCO, S. 27 pars, Taf. 5, Fig. 2 a, b (non Taf. 3, Fig. 2–5; Taf. 4, Fig. 1–2; Taf. 5, Fig. 1).
1928 *Parkinsonia planulata* QUENST. var. *complanata* n. var. – NICOLESCO, S. 46 pars, Taf. 12, Fig. 3 (non Fig. 1–2).
? 1993 *Rarecostites mutabilis* (NICOLESCO). – BESNOSOV & MITTA, S. 186, pars, Taf. 35, Fig. 1a, b.
1994 *Parkinsonia* [M] *complanata* NICOLESCO. – PAVIA, S. 100, Taf. 2, Fig. 1.
? 1994 *Parkinsonia* [M] *pseudoferruginea* NICOLESCO. – PAVIA, S. 100, Taf. 2, Fig. 2.
v1995 *Parkinsonia* macroconques. – GAUTHIER et al., S. 322.
v1996 *Parkinsonia* sp. (macroconche). – GAUTHIER et al., S. 41, pars, Taf. 13, Fig. 7 a, b.
? 1998 *Rarecostites ?mutabilis* (NICOLESCO). – BESNOSOV & MITTA, S. 13, Taf. 17, nur Fig. 5 a–c.

Holotypus: Original zu Abb. 3–4; aufbewahrt im SMNS, Inv. Nr. 64097.
Locus typicus: Burton Cliff, Burton Bradstock, Dorset (England).
Stratum typicum: Astarte-Bed (oberster Bereich), Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, Faunenhorizont der *P. rarecostata* (Bj-26b, CALLOMON & COPE 1995).
Derivatio nominis: nach der Ortschaft Burton Bradstock (Dorset).
Nachweise: England, Frankreich, Deutschland, ?Donezgebiet, ?Kaukasus.
Untersuchtes Material: über 50 Exemplare aus Dorset und 4 Exemplare vom Ipf.
Vorkommen: nur aus der Acris-Subzone bekannt.

Diagnose. – Relativ großwüchsige, makroconche und sehr evolute Form der Gattung *Parkinsonia* mit ovalem bis hochovalem Windungsquerschnitt und relativ grober und nicht dichtstehender Berippung, die gegen Ende des Phragmokons oder zu Beginn der skulpturlosen Wohnkammer erlischt.

Beschreibung. – Der Holotypus ist ein Exemplar von 205 mm Durchmesser mit kalzitischer Ersatzschale. Der Beginn der Wohnkammer ist gerade noch erhalten, so daß der Enddurchmesser um 270 mm betragen haben dürfte. Der Windungsquerschnitt ist zunächst rundlich, später hochoval. Sowohl die Primär- als auch die Sekundärrippen sind stark entwickelt, erlöschen aber schon vor dem Ende des Phragmokons. Auf der Ventralseite sind die Rippen unterbrochen. Die Wohnkammer umgreift die vorhergehende Windung um etwa ein Drittel.

Das Stück aus der Schicht **P 2** (B-Aa) vom Ipf (Taf. 9–10) ist ein fragmentarischer Phragmokon mit einem Durchmesser von 200 mm in Ersatzschalen-Erhaltung (ein weiterer, unansehnlicher Windungsteil ist nicht abgebildet). Das abgebildete Teilstück besitzt einen Durchmesser von 195 mm. Der vermutliche Enddurchmesser dürfte um 250 mm betragen haben. Der Windungsquerschnitt ist schmal hochoval. Die ziemlich kräftige und auf den Innenwindungen scharfe Berippung beginnt sich ca. 1/3 vor dem Ende des erhaltenen Kammerteils abzuschwächen. Die Innenwindungen sind leicht verdrückt. Die Berippungsdichte bleibt relativ konstant. Das Gehäuse ist sehr evolut, die nächstinneren Windungen werden nur zu ca. 1/3 von der

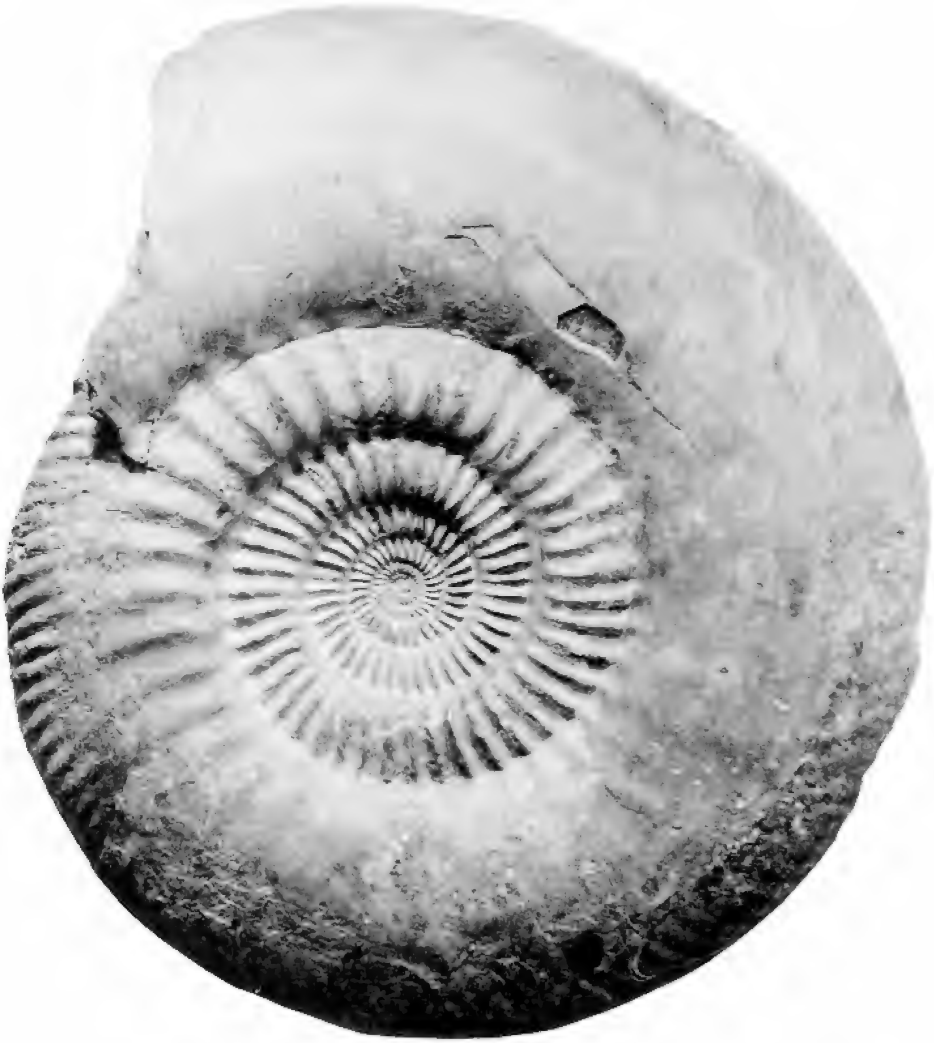


Abb. 3. *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. [M], Holotypus. Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *rarecostata*-Horizont, „Astarte-Bed“ (oberer Bereich), Burton Bradstock (Dorset), Kliff. SMNS Inv.-Nr. 64097 (leg. D. Sole). – Lateralansicht. – D: 205 mm.

nachfolgenden Windung umfaßt. Ein weiterer Fund aus Schicht **P 2** von Ob-Jü unterscheidet sich nicht wesentlich von dem auf Taf. 9–10 abgebildeten Stück von Bopfingen-Jahnstraße. *P. (D.) bradstockensis* n. sp. erreicht im allgemeinen einen Durchmesser von 250–300 mm, wird gelegentlich aber noch etwas größer. Der Mundsaum ist einfach gestaltet.

Vergleiche. – *P. (D.) dorsetensis* wird wesentlich größer, ist in der Regel involuter und erscheint erst in der Parkinsoni-Subzone. Nach der Abbildung von Rioult et al. (*in*: Fischer 1994: 107, Taf. 33, Fig. 5) könnte es sich bei der von d'Orbigny (1842–1851: 374 pars, Taf. 122, Fig. 5) abgebildeten Lobenzeichnung ebenfalls um die der neuen makroconchen Art *P. bradstockensis* n. sp. handeln. Falls das von Bo-

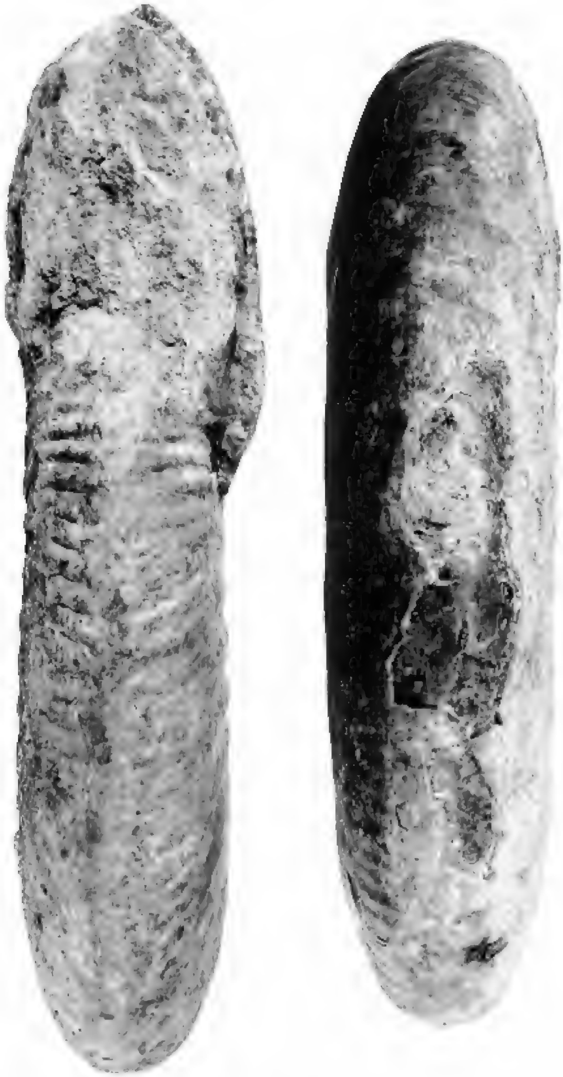


Abb. 4. *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. [M], Holotypus. Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *rarecostata*-Horizont, „Astarte-Bed“ (oberer Bereich), Burton Bradstock (Dorset), Kliff. SMNS Inv.-Nr. 64097 (leg. D. Sole). – Ventralansichten. – D: 205 mm.

rissjak (1908: 82 pars, Taf. 7, Fig. 1a, b; Taf. 9, Fig. 6d; non Taf. 4, Fig. 1–6) als *Parkinsonia doneziana* mitgeteilte Stück aus demselben stratigraphischen Niveau wie die Stücke von Taf. 4, Fig. 1–6 stammt, könnte es sich dabei ebenfalls um die Abbildung einer *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. handeln. Besnosov & Kutuzova (1982: 42) haben im Prinzip *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. schon richtig charakterisiert, ohne allerdings dafür eine neue Art aufzustellen. Auch die von Nicolesco (1927–1928) mitgeteilten Stücke (vgl. obige Synonymieliste) hindern nicht die Aufstellung der neuen Art *P. bradstockensis*. Sein Holotypus (Nicolesco 1928, Taf. 12, Fig. 2) von *Parkinsonia planulata* Quenst. var. *complantata* n. var., stammt aus dem Unter-Bathonium von Les Blaches (Basses-Alpes) und nicht aus der Acris-Subzone. Dieses Stück hat gegenüber *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. einen viel rundlicheren Windungsquerschnitt und einen stärker prorsiradiaten Rippenschwung, weshalb zwischen *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. und *P. complanata* sicherlich keine nähere Verwandtschaft vorliegt. In engerer Beziehung zu *P. (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. als die letztgenannte Form, aber deutlich von der hier neu aufgestellten Art durch die stärkere Involution und die dichtere, mehr prorsiradiate Berippung unterschieden, ist NICOLESCOS (1927, Taf. 9, Fig. 3) Holotypus von *Parkinsonia pseudoferruginea*. Das auf Taf. 5, Fig. 2 a, b abgebildete Stück stellte NICOLESCO (1927) zu *P. dorbignyana* WETZEL. Letztere Art beruht sicherlich auf einer mikroconchen *Parkinsonia*.

Bemerkungen. – Vom Ipf liegen nur Einzelfunde von *P. (D.) bradstockensis* n. sp. vor. Diese unterscheiden sich morphologisch von den Funden aus Dorset nicht erkennbar, weshalb sowohl die etwas älteren Formen vom Ipf als auch die wohl etwas jüngeren Formen aus Dorset zu einer einzigen Art (im Sinne einer Chronospezies) gestellt werden.

Anmerkungen zur Auswahl des Holotypus. – Aus taxonomischen Erwägungen hinsichtlich einer künftigen monographischen Bearbeitung der Gattung *Parkinsonia* wird der Holotypus der hier neu beschriebenen makroconchen Art vom locus typicus einer ihrer mikroconchen Partner ausgewählt. Nachdem dies mangels genau horizontierter Funde von makroconchen Parkinsonien aus der Acris-Subzone von Bielefeld nicht möglich war und das Ipfgebiet nicht Typuslokalität einer der mikroconchen Arten der Gattung *Parkinsonia* in dieser Subzone ist (zur schlechten Eignung von *P. radiata* vgl. Abschnitt 3.1.), fiel die Wahl zwangsläufig auf Burton Bradstock in Dorset. Wie nachfolgend ausgeführt, ist dies die Typuslokalität der von BUCKMAN (1881: 599) als *Cosmoceras parkinoni*, var. *rarecostatum* beschrieben mikroconchen Art *P. (Parkinsonia) rarecostata* (BUCKMAN).

BUCKMANS Beschreibung von *Parkinsonia rarecostata* basierte auf einer Serie von mindestens 7 Syntypen, von denen D'ORBIGNYS Original (1842–1851, Taf. 122, Fig. 1–2) nur einer war, jedoch nicht der Holotypus, wie seitdem öfters behauptet wurde, zuletzt unter anderem von SCHLEGELMILCH (1985) und RIOULT et al. (*in*: FISCHER 1994: 107). Mindestens vier dieser Syntypen stammen aus Dorset in England. Ein solches Stück aus dem „Astarte-Bed“ von Burton Bradstock wurde später von BUCKMAN (1922, Taf. 352) selbst als *Parkinsonia rarecostata* S. BUCKMAN sp. abgebildet. BUCKMAN bezieht sich in der Legende zu dieser Tafel unmittelbar auf seine Arbeit von 1881, ohne allerdings darauf hinzuweisen, daß es sich bei dem abgebildeten Stück um eines aus der Syntypen-Serie von 1881 handelt. Nach Mitteilung von J. H. CALLOMON (September 1999) existiert dieses Stück, welches sowieso öfter als maßgebend für die Art betrachtet wurde, noch im British Geological Survey (Cat. GSM 47152, ex BUCKMAN Sammlung No. 838). Es wurde zu Recht von ROSTOVTSEV (1985: 159) als Lectotypus der Art *rarecostata* designiert; ihm folgten BESNOSOV & MITTA (1993: 180). Nach einer freundlichen Mitteilung von M. K. HOWARTH bestehen nämlich wenig Zweifel, daß dieses Stück sich schon 1881 in BUCKMANS Besitz befand, d. h. wirklich ein Syntypus war. Dies ergab eine Durchsicht der alten Sammlungskataloge von S. S. BUCKMAN im Natural History Museum in London. In der praktischen Arbeit spielt diese nomenklatorische Richtigstellung nur eine geringe Rolle, da das vermeintliche D'ORBIGNYsche Original, abgebildet in FISCHER (1994, Taf. 48, Fig. 4 a, b; d'ORB. Kat. 2150 A-1, Oolithe ferrugineuse, Moutiers-en-

Cinglais, Calvados), mit dem Lectotypus von Buckman nahezu identisch ist. Das Stück von d'Orbigny wurde außerdem von Wetzel (1911: 196) in *P. dorbignyana* umbenannt. *P. rarecostata* ist zwischenzeitlich auch Typusart der neuen Gattung *Rarecostites* Besnosov & Kutuzova, 1982 geworden.

Maße:

	Fundort und -schicht	D	D1	Nw	n	Wb	Wh	Pr
Holotypus	Burton Bradstock, Kliff,	205		92	0,45	45	65	?
	„Astarte-Bed“		175	75	0,43	42	55	38
SMNS 64095	B-Aa, Schicht **P 2**	200		91	0,46		60	?

5. Bemerkungen zu den in der Acris-Subzone am Ipf nachgewiesenen Ammonitengruppen

5.1. Parkinsonien

Wie die horizontierten Neufunde vom Ipf zeigen, sind die nominellen mikroconchen Morphospezies der Gattung *Parkinsonia* in beiden beschriebenen Horizonten jeweils durch Übergangsformen miteinander verbunden, ohne daß dabei isoliert stehende Formen erkannt werden können. Deshalb erscheint unter Berücksichtigung der Verschiebung des Variabilitätsspektrums zwischen beiden Horizonten die Annahme gerechtfertigt, daß die jeweiligen Parkinsonien-Vergesellschaftungen je eine Chronospezies im Sinne von Callomon (1985) repräsentieren, die beide etwas älter sind als die Parkinsonien-Vergesellschaftung des Horizontes Bj-26b in Dorset, welche die nächstjüngere Chronospezies repräsentieren dürfte. Die diesbezüglich erforderliche genaue Ausarbeitung der jeweils aufeinanderfolgenden Chronospezies der Gattung *Parkinsonia* bleibt jedoch einer umfassenden Revision vorbehalten.

Im *subarietis* α-Horizont finden sich mikroconche Parkinsonien, die sich um die Arten *P. arietis* und *P. subarietis* gruppieren. Funde von adulten Exemplaren zeigen, daß die durchschnittliche Endgröße der Parkinsonien aus diesem Horizont geringer ist als diejenige der Parkinsonien aus dem *subarietis* β-Horizont. Interessanterweise findet dieser evolutive Trend einer Größenzunahme seine Fortsetzung im Horizont Bj-26b von Dorset. Bei der Art *P. arietis* handelt es sich um den evolutesten Morphotyp mit der weitständigsten Berippung, während die Art *P. subarietis* eine etwas involutere Windungsspirale mit dichterer Berippung aufweist. Die Berippung kann bei beiden Arten steif radiat oder leicht prorsiradiat nach vorne geneigt sein. Letzterer Berippungstyp hat sich dann in der Parkinsoni-Subzone (bei der Art *P. parkinsoni*) durchgesetzt.

Im *subarietis* β-Horizont sind die beiden Morphospezies *P. arietis* und *P. subarietis* ebenfalls dominierend, allerdings finden sich nun auch Formen, die eine evolutive Weiterentwicklung anzeigen. Es tauchen einerseits deutlich geringer evolute, zum Teil recht dicht berippte Formen mit manchmal breiterem Windungsquerschnitt auf, die sich um die Morphospezies *P. acris* scharen. Andererseits finden sich nun auch schon Parkinsonien, die gegenüber adulten Funden der Arten *P. arietis* und *P. subarietis* einen deutlich größeren Enddurchmesser aufweisen und die von typischen Vertretern der Art *P. rarecostata* des nächstjüngeren Faunenhorizonts Bj-26b aus Dorset nicht unterscheidbar sind. Im dortigen Faunen-Horizont Bj-26b setzt sich mit der Dominanz der Art *P. rarecostata* die phylogenetische Entwicklung der Gattung *Parkinsonia* fort. Am Ipf können sämtliche Übergänge zwischen den vorgenannten Morphospezies mit unterschiedlichen Merkmalskombinationen gefunden werden, allerdings repräsentiert die Art *P. subarietis* in beiden Horizonten das Häufigkeitsmaximum.

In dieser Arbeit wird darauf verzichtet, eng berippte Stücke mit auffallend rechteckigem Querschnitt (Taf. 8, Fig. 2), welche rein morphologisch den von Borissjak (1908) aus dem Donez-Gebiet mitgeteilten Funden sehr ähneln, als *P. doneziana* zu bezeichnen. Eine solche Bestimmung sollte ohne genaue Kenntnis des Fundhorizontes der Syntypen-Serie von Borissjak im Hinblick auf erhebliche nomenklatorische Konsequenzen unterbleiben, denn die Art *doneziana* wurde im Jahre 1908, also vor der Veröffentlichung Wetzels (1911) aufgestellt.

Interessanterweise scheinen bei der Gattung *Parkinsonia* die Mikroconche eine größere Variabilität als ihre makroconchen Partner aufzuweisen. Bei letzteren ist es nicht gelungen, morphologische Unterschiede zwischen den etwas älteren Formen vom Ipf und den etwas jüngeren aus Dorset festzustellen. Dies war der Grund, weshalb hier sämtliche Funde aus der Acris-Subzone zu einer einzigen Art *P. bradstockensis* n. sp. gestellt werden.

5.2. Garantianen

Bei den Garantianen sind die natürlichen Zusammenhänge zwischen den nominellen Morphospezies nicht so leicht zu erkennen wie bei den Parkinsonien. Dies mag seine Ursache darin haben, daß im hier betrachteten stratigraphischen Abschnitt der Acris-Subzone bei den Parkinsonien der Anfang, bei den Garantianen das Ende der bisher bekannten phylogenetischen Entwicklung liegt. Deshalb sollen hier auch nur einige Beobachtungen wiedergegeben werden. Eine umfassendere Darstellung ist im Zusammenhang mit der Publikation der reichen Garantianen-Fauna der Garantiana-Zone am Ipf und deren Feinstratigraphie geplant (Dietze, Schweigert & Gauthier, in Vorbereitung).

Im *subarietis* α-Horizont setzt sich mit den Garantianen der *tetragona*-Gruppe und der *quenstedti*-Gruppe die Garantianenfauna des nächstälteren *tetragona*-Horizontes fort. Der mikroconche Partner ist *Pseudogarantiana minima*.

Im *subarietis* β-Horizont dominiert dann plötzlich die *alticosta*-Gruppe, zu der nach den Funden vom Ipf neben *G. alticosta* auch *G. depressa* (mit breitem Windungsquerschnitt), *G. coronata* (relativ evolut mit weniger rundem Windungsquerschnitt), *G. pompeckji* (feinrippig), *G. bentzi* (extrem grobrippig) sowie wohl auch *G. longidens* Buckman non Quenstedt (extrem involut mit breitem Windungsquerschnitt) gehört. Auch *G. subangulata* und *G. cyclogaster* dürften zur *alticosta*-Gruppe zu stellen sein. Die altertümlich anmutende Morphologie der Ventralseite beim Holotypus von *G. subangulata* ist lediglich pathologisch bedingt. Gleichfalls pathologisch bedingt ist der auffallend gerundete Windungsquerschnitt des Holotypus von *G. cyclogaster*, was bei Wetzels Abbildung nicht ersichtlich ist. Die *alticosta*-Gruppe ist durch eine prorsiradiate Berippung, ventral mit einer langgezogenen Erhöhung endende, in der Regel scharfe Rippen, welche erst kurz vor der Mündung den Venter überqueren und einen meist rundlichen Querschnitt charakterisiert. Daneben finden sich in diesem Horizont interessante Formen, die zwischen *G. quenstedti*, *G. tetragona* und *G. alticosta* vermitteln (vgl. Taf. 13, Fig. 1–2). Ein vergleichbarer Fund aus dem Nord-Kaukasus wurde von Besnosov & Mitta (1998, Taf. 6, Fig. 6a, b) fälschlicherweise als *Hlawiceras* aff. *subgaranti* abgebildet. Bei *G.*

subgaranti handelt es sich nämlich um eine zur älteren *garantiana*-Gruppe zu stellende Form (vgl. Gauthier et al. 1996). Die mikroconchen Pseudogarantianen sind im *subarietis* β-Horizont extrem selten.

5.3. Perisphinctiden

Bei den Perisphinctiden handelt es sich um artlich nicht näher bestimmbare, schlecht erhaltene Stücke der Gattung *Vermisphinctes*. Interessant ist der Fund eines mikroconchen Perisphinctiden (Taf. 3, Fig. 1), der sich im Hinblick auf die ungewöhnliche Berippung – diese ist ventral nach vorne geneigt und wirkt seltsam „versetzt" – am besten mit von Fernández López (1985, Taf. 51, Fig. 1–3) aus den iberischen Kordilleren aus einem etwas älteren stratigraphischen Niveau als *Microbajocisphinctes*? *bigotitoides* abgebildeten Formen vergleichen läßt. Nicht ganz auszuschließen ist allerdings, daß es sich um ein pathologisches Exemplar von *Vermisphinctes* oder *Parkinsonia* handelt. Aufgrund der nicht erhaltenen Sutur kann dies nicht entschieden werden. Perisphinctiden der Acris-Subzone konnten am Ipf bisher nur im *subarietis* α-Horizont nachgewiesen werden.

5.4. Spiroceraten

Ein 32 mm langes Ammonitenfragment (Taf. 3, Fig. 2), das aus der Schicht **P 1b** stammt und somit dem *subarietis* α-Horizont angehört, kann als *Spiroceras* cf. *annulatum* (Deshayes) angesprochen werden. Der Fund ist vollkommen beschalt. Erhalten ist ein Großteil der Wohnkammer und ein Teil des Phragmokons. Das zunächst stabförmige Gehäuse knickt plötzlich halbkreisförmig ab, um danach entgegengesetzt zur seitherigen Wachstumsrichtung weiterzuwachsen. Im übrigen sei zu dieser Art auf die Ausführungen von Dietl (1978: 40) verwiesen. Ohmert (1999) konnte mit einem Fund aus dem Wutach-Gebiet erstmals die Gattung *Spiroceras* in der Acris-Subzone Deutschlands nachweisen.

5.5. Cadomiten

Der Fund des einzigen Polyplectiten (Taf. 12, Fig. 3) ist zwar etwas gröber berippt als der Lectotypus der aus etwas jüngeren Schichten stammenden Art *dorni*, dürfte aber zu dieser Art zu stellen sein.

6. Literatur

Bentz, A. (1924): Über Dogger und Tektonik der Bopfinger Gegend. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **13**: 1–45, 2 Abb., 1 Kt.; Stuttgart. – [1924a]

– (1924): Die Garantienschichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisen-Oolithhorizontes von Harzburg. – Jb. Preuß. geol. Landesanst., **45**: 119–193, 6 Taf.; Berlin. – [1924b]

– (1926): Bopfingen-Ipf-Sigart-Kahlhöfe-Lauchheimer Tunnel. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., **1926**: 19–25; Stuttgart.

– (1928): Über Strenoceraten und Garantianen insbesondere aus dem mittleren Dogger von Bielefeld. – Jb. Preuß. geol. Landesanst., **49**: 138–206, 6 Taf.; Berlin.

Besnosov, N. V. & Kutuzova, V. V. (1982): The systematics of the Parkinsoniids (Ammonitida). – Palaeont. J., **16/3**: 38–50, 2 Taf.; Moskau.

Besnosov, N. V. & Mitta, V. V. (1993): Posdnebajosskie i Batskie ammonitidy Severnovo Kavkasa i Srednej Asii. (Late Bajocian and Bathonian ammonitids of the Northern Caucasus and Middle Asia.) 348 S., 59 Taf., 4 Abb.; Moskau (VIGNI). – [Russisch]

– & – (1998): Catalogue of Ammonitida and key sections of the Upper Bajocian – Lower Bathonian of North Caucasus. – Bulletin of CF VNIGNI, **1**: 1–70, 30 Taf., 6 Abb.; Moskau.

Borissjak, A. (1908): Die Fauna des Donez-Jura. I. Cephalopoda. – Mém. Com. géol., N. S., **37**, 94 S., 10 Taf.; St. Petersburg, Leipzig & Paris.

Buckman, S. S. (1881): A descriptive catalogue of some of the species of ammonites from the Inferior Oolite of Dorset. – Quart. J. geol. Soc., **37**: 588–608; London.

– (1909–1930): Yorkshire Type Ammonites and Type Ammonites, 7 Bd., 790 Taf.; London (Wesley).

Callomon, J. H. (1985): The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. – Palaeontology, Spec. Pap., **33**: 49–90, 4 Taf., 8 Abb.; London.

– (1995): Time from fossils: S. S. Buckman and Jurassic high-resolution geochronology. – *In*: Le Bas, M. J. (Ed.): Milestones in geology. – Geol. Soc., Mem., **16**: 127–150, 6 Abb., 5 Tab.; London.

Callomon, J. H. & Cope, J. C. W. (1995): The Jurassic Geology of Dorset. – *In*: Taylor, P. D. (Ed.): Field Geology of the British Jurassic. 286 S., 176 Abb.; Bath.

Chandler, R. B., Glover, L. & Smith, D. (1999): A Temporary Section in the Inferior Oolite (Middle Jurassic) at Coldharbour Business Park, Dodge Cross, Sherborne. – Proc. Dorset nat. Hist. Archaeol. Soc., **120**(1998): 69–72, 2 Abb.; Dorset.

Dietl, G. (1978): Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **33**: 1–97, 11 Taf., 20 Abb.; Stuttgart.

– (1982): Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* Oppel (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **87**: 1–21, 3 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G. & Hugger, R. (1979): Zur Stratigraphie des Ober-Bajocium (Braunjura δ/ε-Grenzschichten) der Zollernalb (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **43**: 1–14, 4 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G. & Rieber, H. (1980): Der Braune Jura der Westalb zwischen Balingen und Geisingen (Exkursion F1 am 10. April und Exkursion F2 am 11. April 1980). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **62**: 57–69, 5 Abb.; Stuttgart.

Dietze, V. & Schweigert, G. (2000): Zur Stratigraphie und Ammonitenführung des Ober-Bajociums und Bathoniums, insbesondere der Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, von Röttingen (östliche Schwäbische Alb, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **284**: 1–15, 2 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Fernández López, S. (1985): El Bajociense en la Cordillera Ibérica. 848+23 S., 67 Taf., 116 Abb.; Madrid (Facultad de Ciencias Geológicas, Depart. de Paleontología, Universidad Complutense).

Fischer, J.-C. (1994): Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. **1**. Céphalopodes jurassiques. XII+340 S., 90 Taf., 43 Abb.; Paris, Milan & Barcelona (Masson).

Gabilly, J., Contini, D., Mouterde, R., Rioult, M. (1971): Bajocien. – *In*: Mouterde, R. (Coord.): Les zones du Jurassique en France. – C.R. somm. Soc. géol. France, **8**: 76–102; Paris.

Gauthier, H., Rioult, M. & Trevisan, M. (1995): Enregistrement biostratigraphique exceptionnel dans „l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux" au Sud de Caen (Normandie, France): complément au stratotype du Bajocien. – C. R. Acad. Sci. France, **321**(IIa): 317–321; Paris.

– (1996): Répartition biostratigraphique des ammonites dans l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Bajocien) à Feuguerolles-sur-Orne (Calvados). Eléments nouveaux pour une révision des Garantianinae. – Géologie de la France, **2**: 27–67, 14 Taf., 10 Abb.; Paris.

Nicolesco, C.-P. (1927–1928): Étude monographique du genre *Parkinsonia*. – Mém. Soc. géol. France, N. S., **9**: 1–84, 16 Taf., 35 Abb.; Paris.

Ohmert, W. (1999): Die Bajocium-Profile von Riedböhringen (Wutach-Gebiet, SW-Deutschland). – Jh. Landesamt Geol., Rohstoffe Bergbau Baden-Württemberg, **38**: 55–69, 6 Abb.; Freiburg i. Br.

Orbigny, A. de (1842–1851): Paléontologie Française. Description zoologique et géologique de tous les Animaux mollusques et rayonnés fossiles de France, comprenant leur application à la reconnaissance des couches. Terrains oolithiques ou jurassiques, 1, Céphalopodes. S. 1–624, 234 Taf.; Paris (Masson).

Pavia, G. (1994): Taphonomic remarks on d'Orbigny's type-Bajocian (Bayeux, west France). – *In*: Cresta, S. & Pavia, G. (Coord.): Proc. 3rd. Int. Meet. Aal. Bajoc. Stratigr. – Miscel. Serv. Geol. Naz. Ital., **5**: 93–111, 3 Taf., 6 Abb.; Rom.

Quenstedt, F. A. (1886–1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **2**. Der Braune Jura. 441–815, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Renz, C. (1904): Der Jura von Daghestan. – N. Jb. Mineral., Geol., Palaeont., **1904**: 71–85, 4 Abb.; Stuttgart.

Rioult, M., Contini, D., Elmi, S. & Gabilly, J. (1997): Bajocien. – *In*: Cariou, É. & Hantzpergue, P. (Coord.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17**: 51–54, 2 Taf., 1 Tab.; Pau.

Rostovtsev, K. O. (1985): Ammonoidea. – *In*: Rostovtsev, K. O., Prosorovskaja, E. L., Vuks, W. & Belenkova, W. S. (Hrsg.): The Jurassic deposits of the south part of the Transcaucasus). – Trudy MSK Leningrad, **15**: 117–168; Leningrad (NAUKA). – [Russisch]

Schlegelmilch, R. (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. V+284 S., 15 Abb., 59 Taf., Stuttgart (G. Fischer).

Schmidtill, E. & Krumbeck, L. (1931): Über die Parkinsonienschichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonienschichten Nordwestdeutschlands. – Jb. Preuß. geol. Landesanst., **51**: 819–894, 10 Taf.; Berlin.

Stahlecker, G. (1935): Stratigraphie und Tektonik des Braunen Jura im Gebiet des Stuifen und Rechberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **90**: 59–121, 1 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

Wetzel, W. (1911): Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonienschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld. – Palaeontographica, A, **58**: 77–157, 10 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

– (1924): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des mittleren Doggers von Nordwesteuropa. – Palaeontographica, **65**: 155–247; Stuttgart.

– (1954): Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung. – Geol. Jb., **68**: 547–586, 4 Taf., 8 Abb.; Hannover.

Anschrift des Autors:

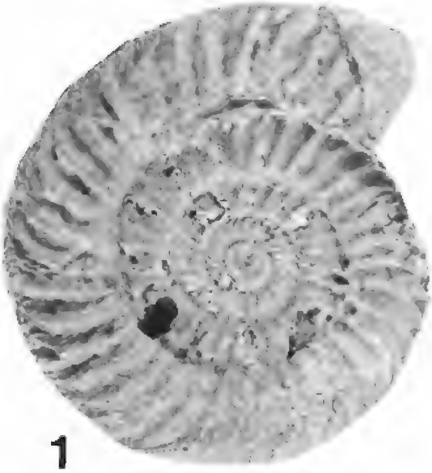
V. Dietze, Benzstraße 9, D-73469 Riesbürg.
E-mail: v.dietze@t-online.de

Tafel 1

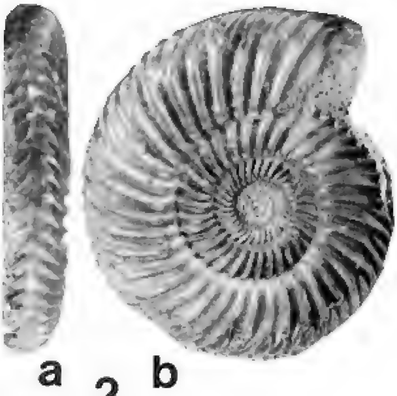
Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) arietis* Wetzel [m], vollkommen gekammerte Innenwindung. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b**, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/1. – Lateralansicht. – D: 60 mm.

Fig. 2. *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* Wetzel [m], juveniles Exemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Röttingen, 10–15 cm über Basis Schicht 3 in Dietze & Schweigert 2000. SMNS Inv.-Nr. 64374. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 47 mm.

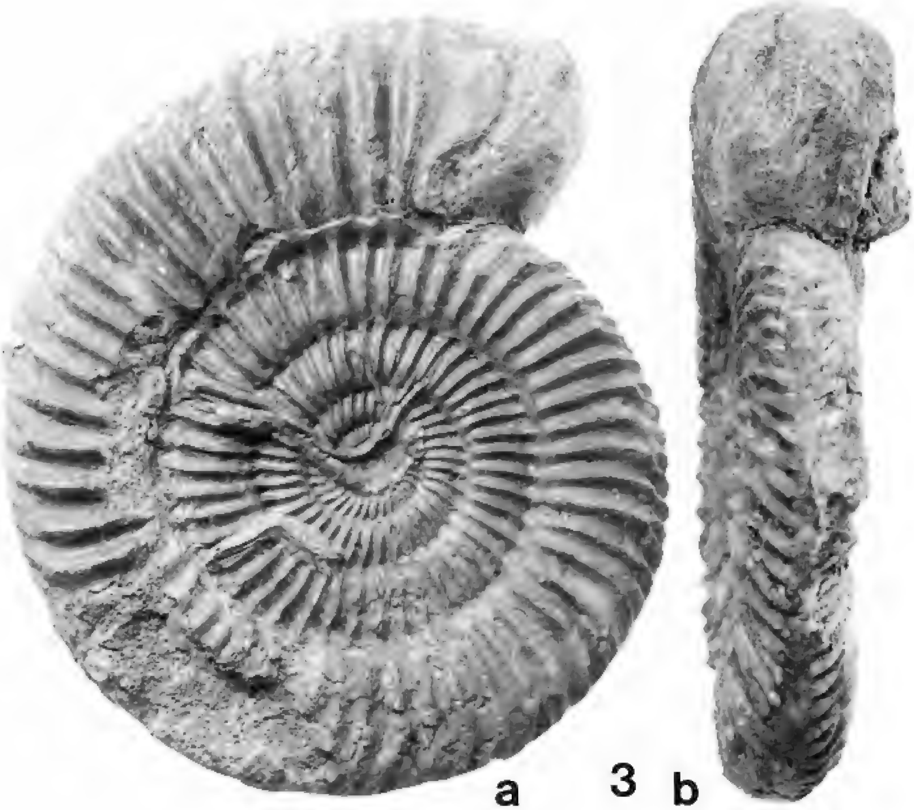
Fig. 3. *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* Wetzel [m], vollständiges, adultes Exemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b**, Oberdorf-Karksteinstraße. SMNS Inv.-Nr. 64096/1 (leg. M. Stolmar). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 112 mm.



1



2



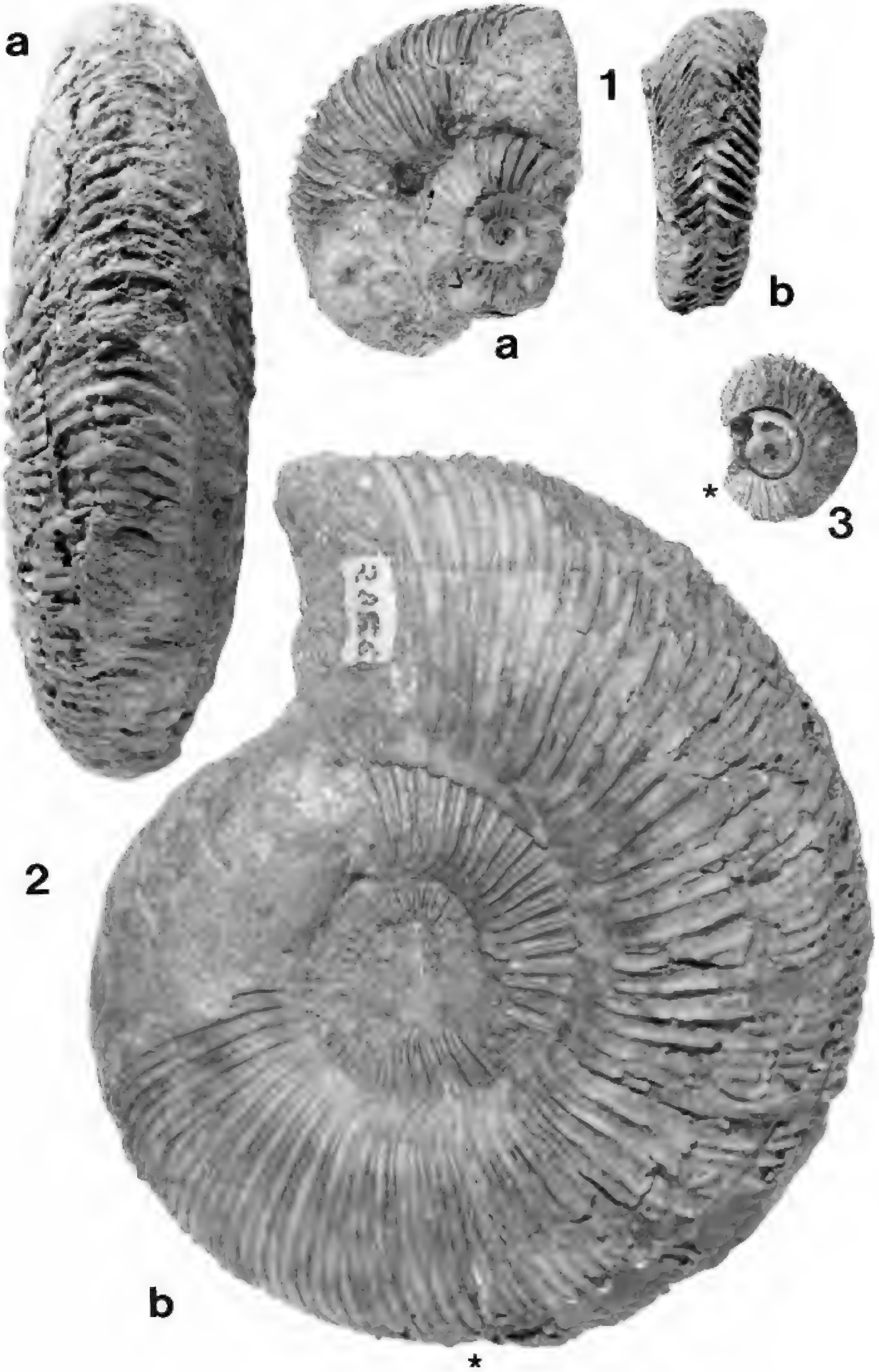
3

Tafel 2

Fig. 1. *Garantiana quenstedti* WETZEL [M], mit teilweise erhaltener Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/1. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 50 mm.

Fig. 2. *Garantiana tetragona* WETZEL [M], nahezu vollständiges Exemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/2. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 123 mm.

Fig. 3. *Pseudogarantiana minima* (WETZEL) [m], mit nahezu kompletter Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/3. – Lateralansicht. – D: 10 mm.


a
1
a
b
3
*
2
b
*

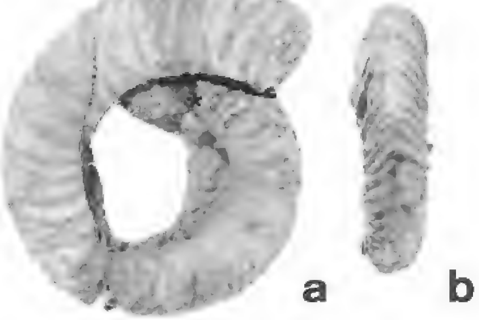
Tafel 3

Fig. 1. *Microbajocisphinctes*? *bigotitoides* FERNÁNDEZ LÓPEZ [m], Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/4. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 40 mm.

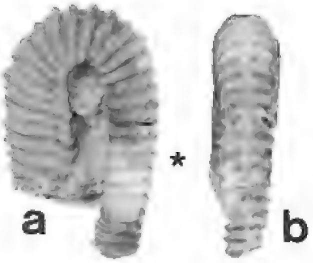
Fig. 2. *Spiroceras* cf. *annulatum* (DESHAYES) [m]. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b,** Bopfingen-Galaterweg. SMNS Inv.-Nr. 64099/1. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 33 mm.

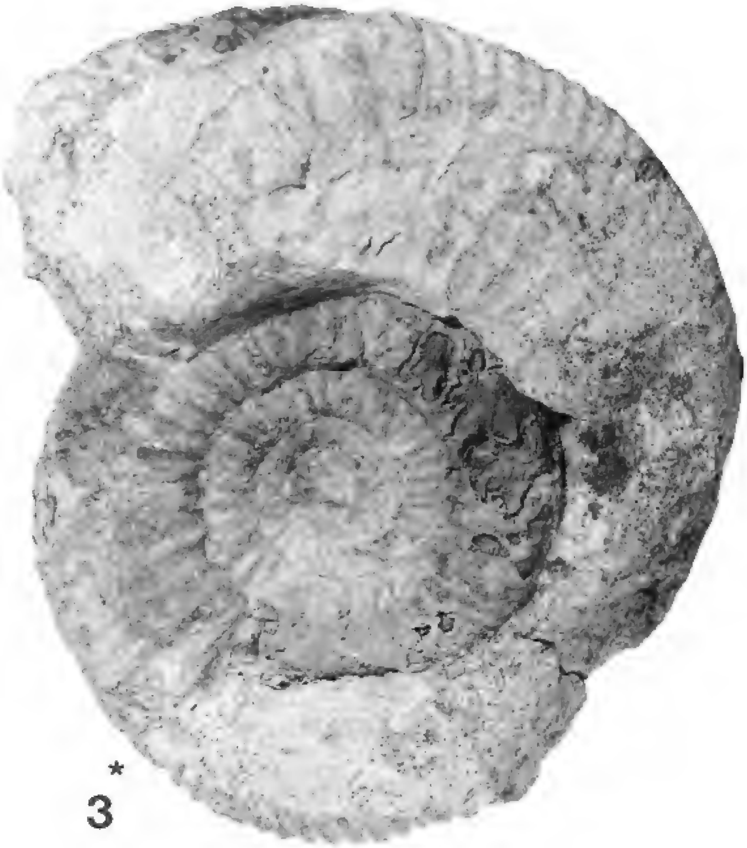
Fig. 3. *Vermisphinctes (?Prorsisphinctes)* sp. [?M]. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* α-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 1b,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/5. – Lateralansicht. – D: 105 mm.

1



2





3

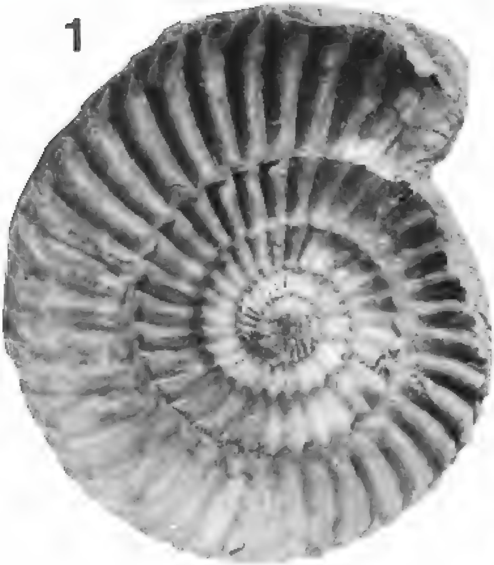
Tafel 4

Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) arietis* Wetzel [m], Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/2. – Lateralansicht. – D: 73 mm.

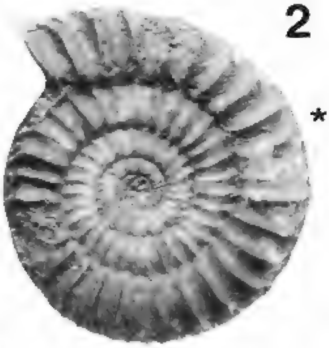
Fig. 2. *Parkinsonia (Parkinsonia) arietis* Wetzel [m], Phragmokon mit einem Teil der Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/3. – Lateralansicht. – D: 44 mm.

Fig. 3. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *arietis* Wetzel [m], Phragmokon mit einem Teil der Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/4. – Lateralansicht. – D: 73 mm.

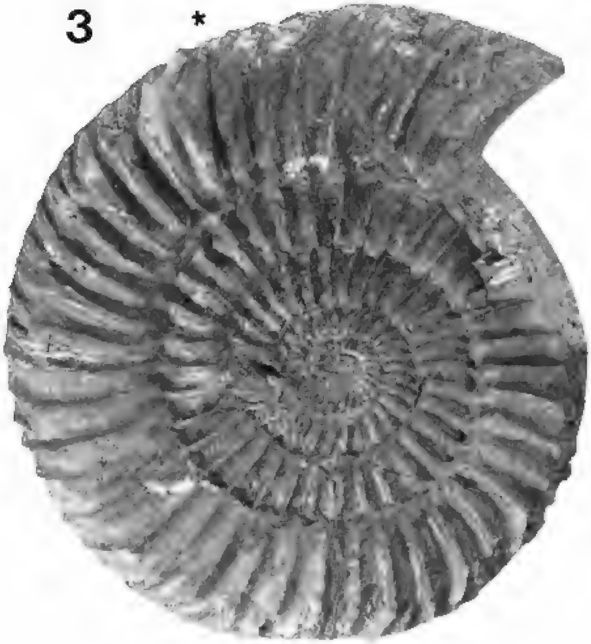
1



2



3

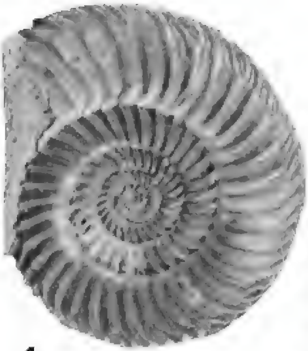


Tafel 5

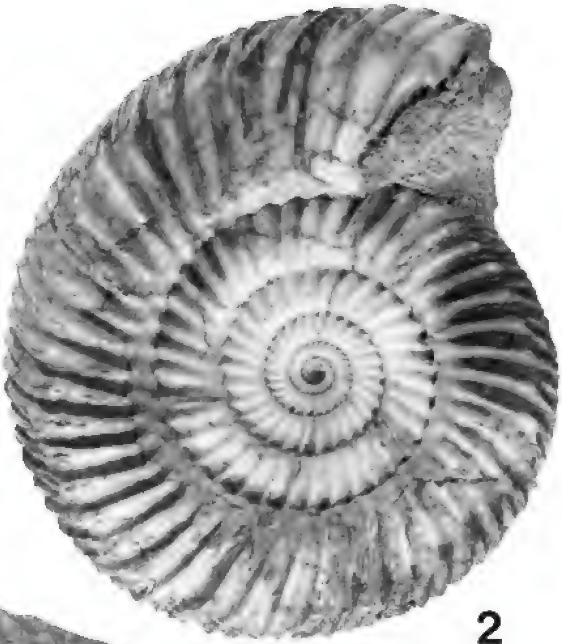
Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* WETZEL [m], Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/5. – Lateralansicht. - D: 45 mm.

Fig. 2. *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* WETZEL [m], komplettes Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/6. – Lateralansicht. – D: 89 mm.

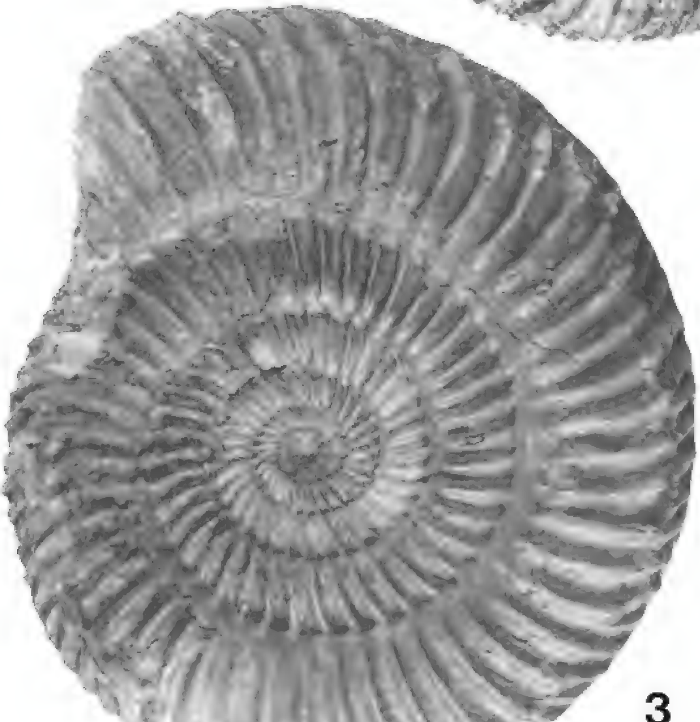
Fig. 3. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *subarietis* WETZEL [m], Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf- Karksteinstraße. SMNS Inv.-Nr. 64096/2 (leg. M. STOLMAR). – Lateralansicht. – D: 96 mm.



1



2

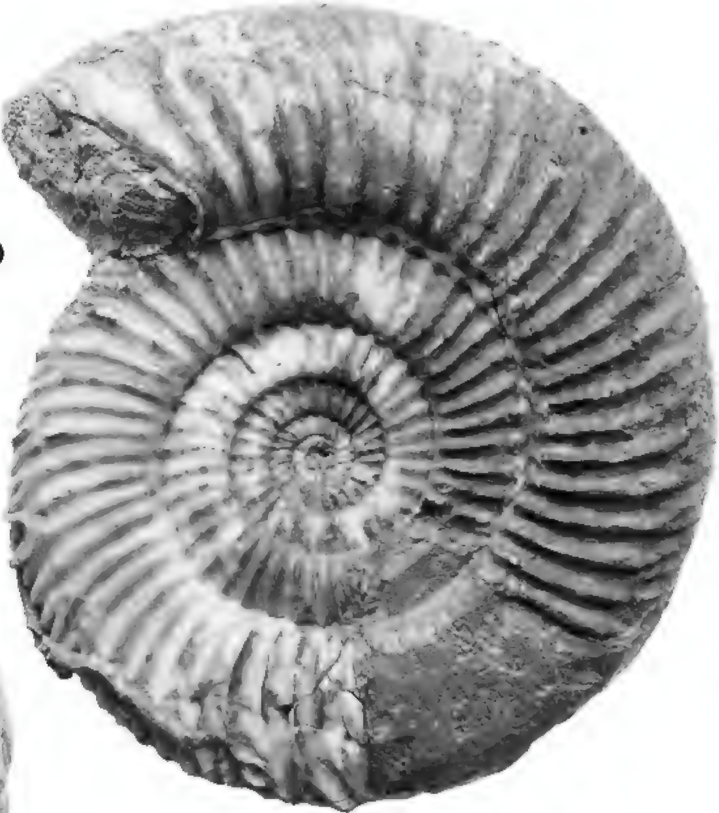


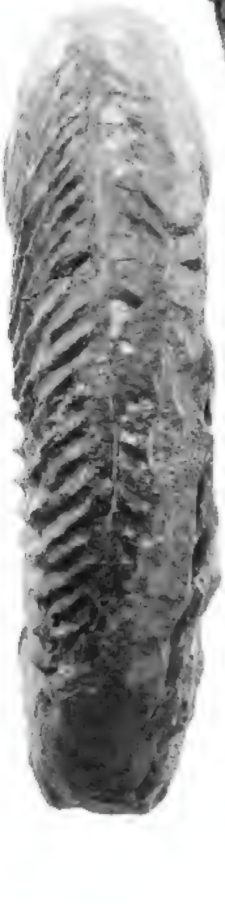
3

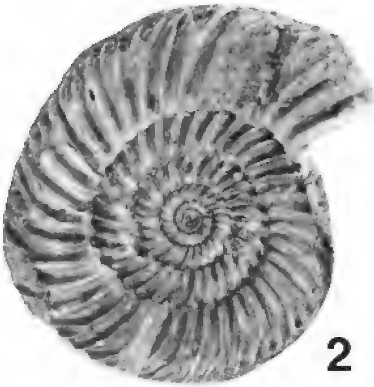
Tafel 6

Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) rarecostata* (Buckman) [m], komplettes Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/7. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 115 mm.

Fig. 2. *Parkinsonia (Parkinsonia) subarietis* Wetzel [m], Innenwindung. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 3a**, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/14. – Lateralansicht. – D: 51 mm.


b
1
*


a

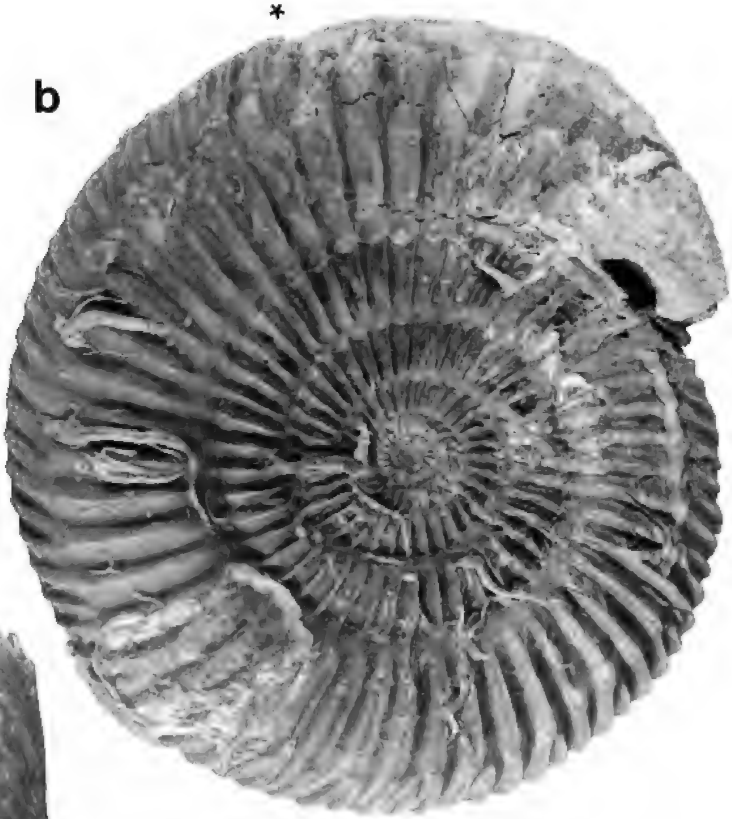

2

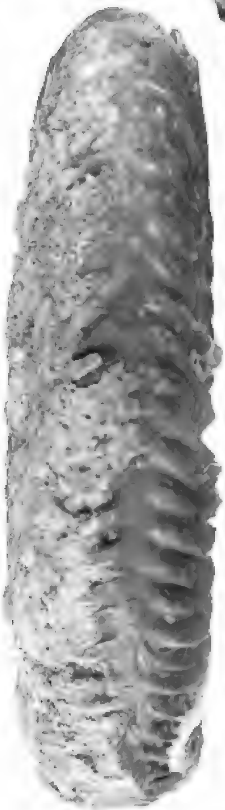
Tafel 7

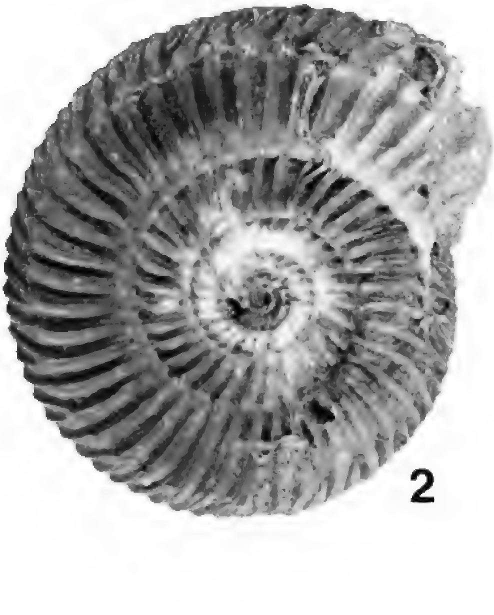
Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *rarecostata* (BUCKMAN) [m], Schalenexemplar mit Beginn der Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2**, Bopfingen-Galaterweg. SMNS Inv.-Nr. 64099/2. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 111 mm.

Fig. 2. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *acris* WETZEL [m], Innenwindung. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 3a**, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/15. – Lateralansicht. – D: 72 mm.

1


b
*


a


2

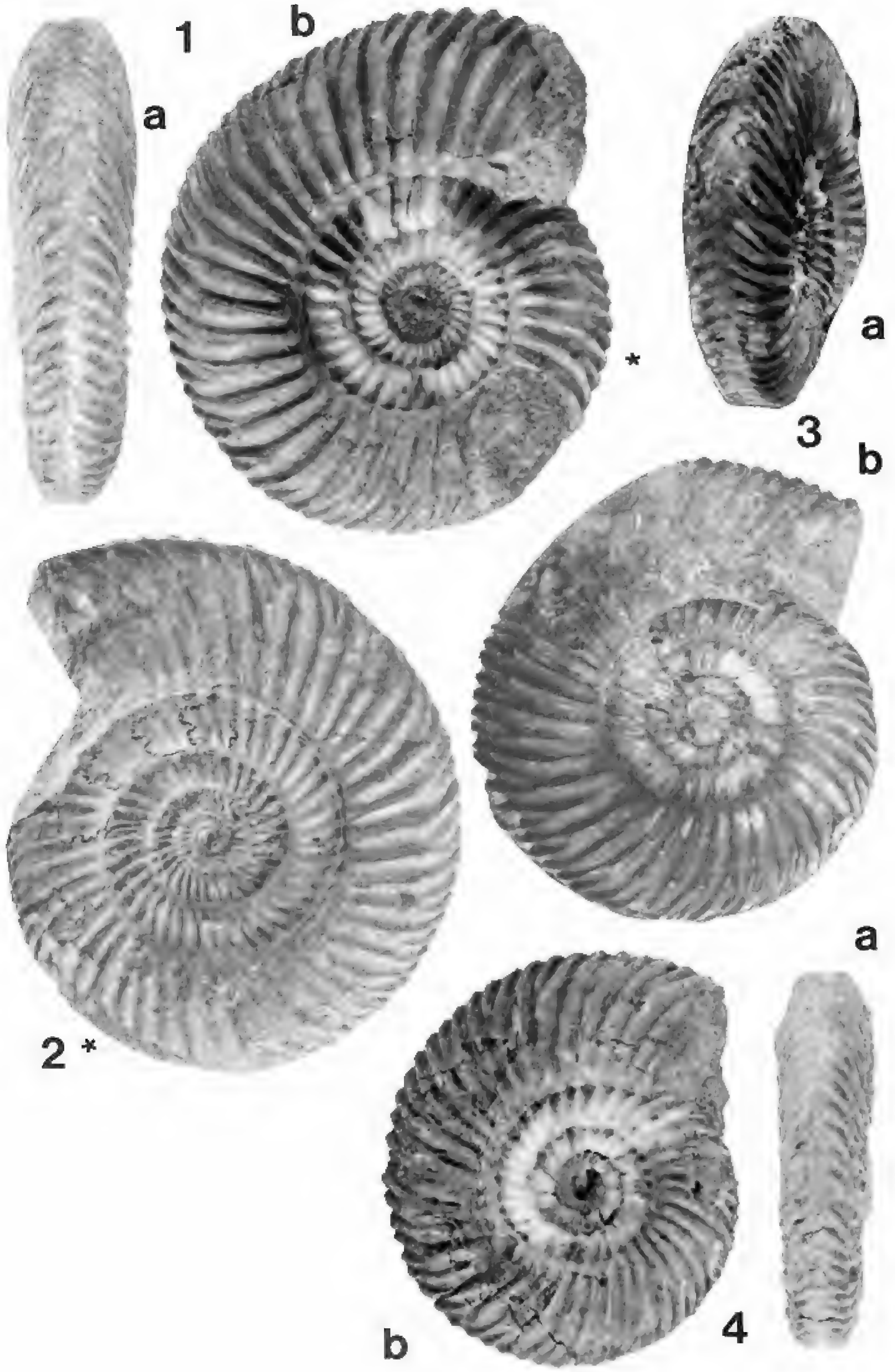
Tafel 8

Fig. 1. *Parkinsonia (Parkinsonia) acris* Wetzel [m], nahezu komplettes Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/9. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 75 mm.

Fig. 2. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *acris* Wetzel [m], nahezu kompletter Steinkern. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/10. – Lateralansicht. – D: 74 mm.

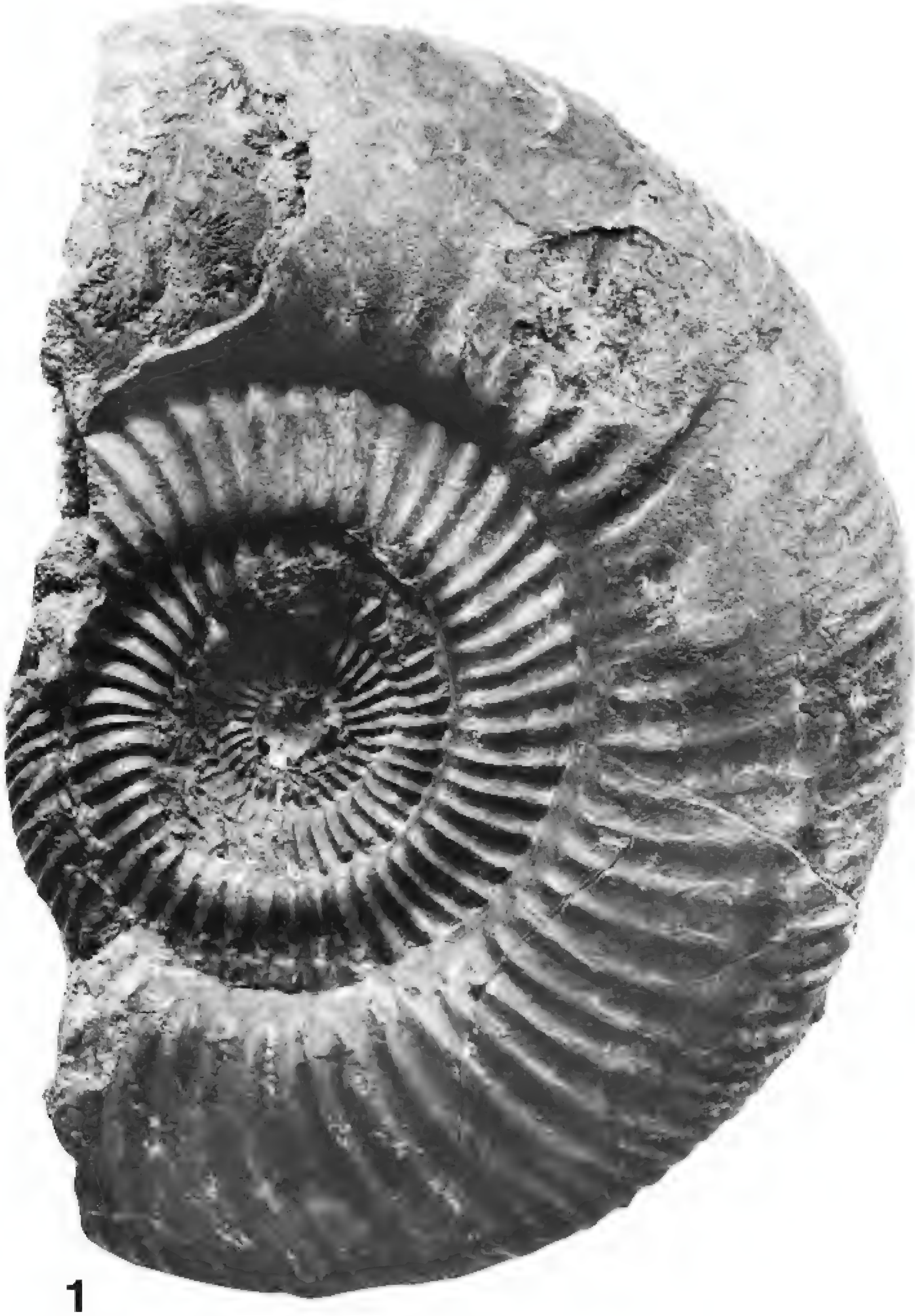
Fig. 3. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *acris* Wetzel [m], Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/11. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 64 mm.

Fig. 4. *Parkinsonia (Parkinsonia)* cf. *acris* Wetzel [m], Schalenexemplar mit Teil der Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/12. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – D: 60 mm.


1
a
b
*
a
3
b
2 *
a
b
4

Tafel 9

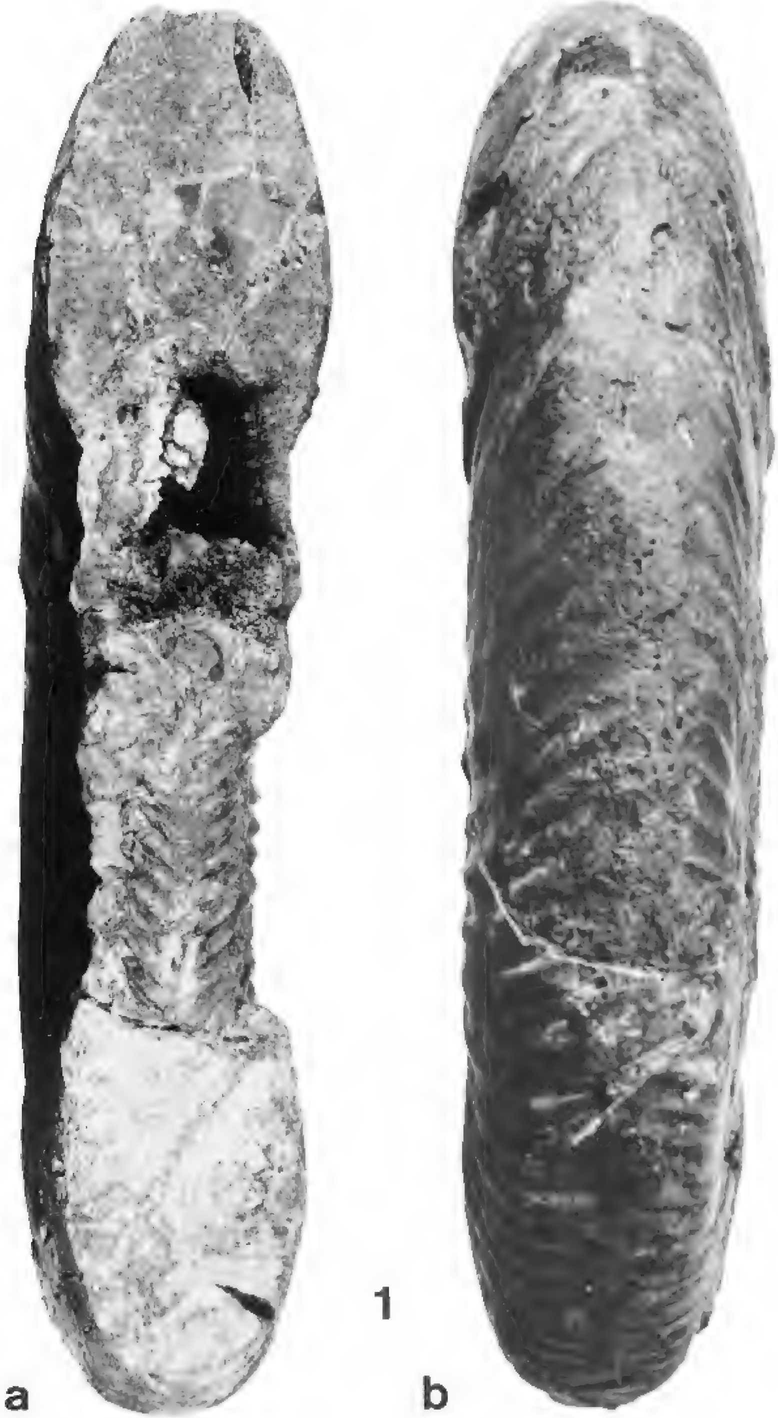
Fig. 1. *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. [M]. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2**, Bopfingen-Jahnstraße. SMNS Inv.-Nr. 64095. – Lateralansicht. – D: 195 mm.



1

Tafel 10

Fig. 1. *Parkinsonia (Durotrigensia) bradstockensis* n. sp. [M]. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2**, Bopfingen-Jahnstraße. SMNS Inv.-Nr. 64095. – a, b: Ventralansichten. – D: 195 mm.


1
a
b

Tafel 11

Fig. 1. *Garantiana alticosta* Wetzel [M], Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Römerstraße. SMNS Inv.-Nr. 64358/1. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 65 mm.

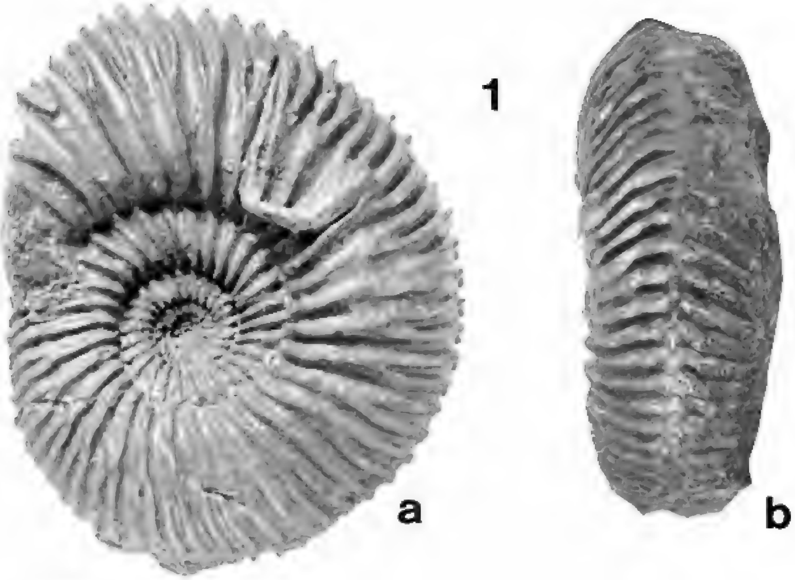
Fig. 2. *Pseudogarantiana minima* (Wetzel) [m], komplettes Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/6. – Lateralansicht. – D: 25 mm.

Fig. 3. *Garantiana* cf. *longidens* Buckman non Quenstedt [M], Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 3a,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/13. – Lateralansicht. – D: 72 mm.

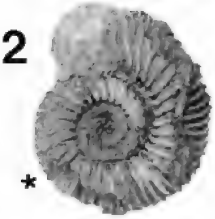
Fig. 4. *Garantiana* cf. *pompeckji* Wetzel [M], Innenwindung. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Römerstraße. SMNS Inv.-Nr. 64358/2. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 38 mm.

Fig. 5. *Garantiana depressa* Wetzel [M], Innenwindung. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Römerstraße. SMNS Inv.-Nr. 64358/3. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 36 mm.

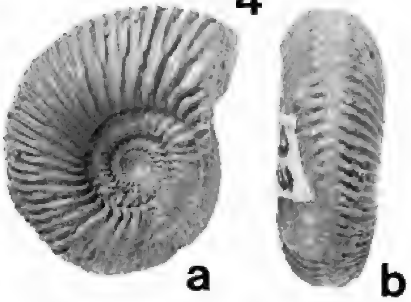
1



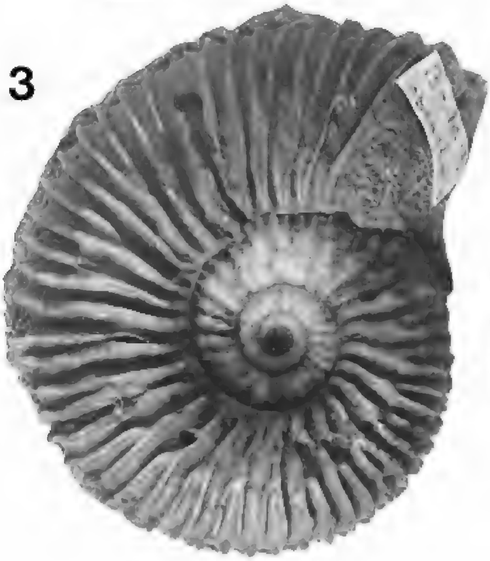
2



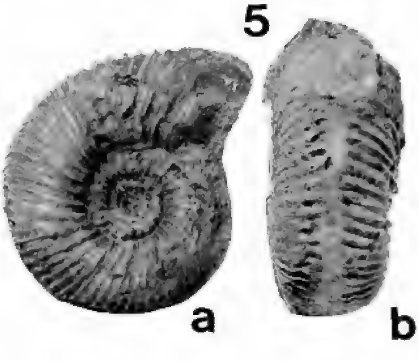
4



3



5

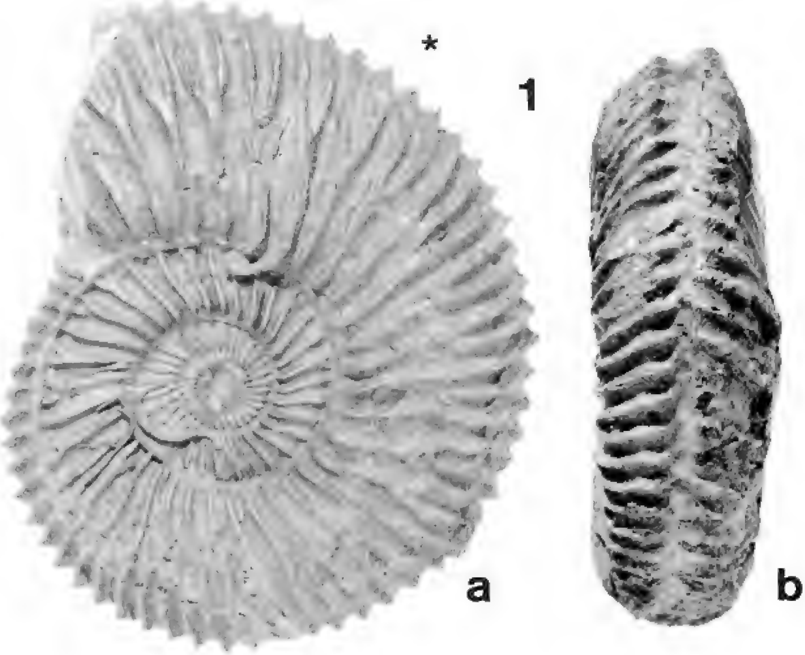


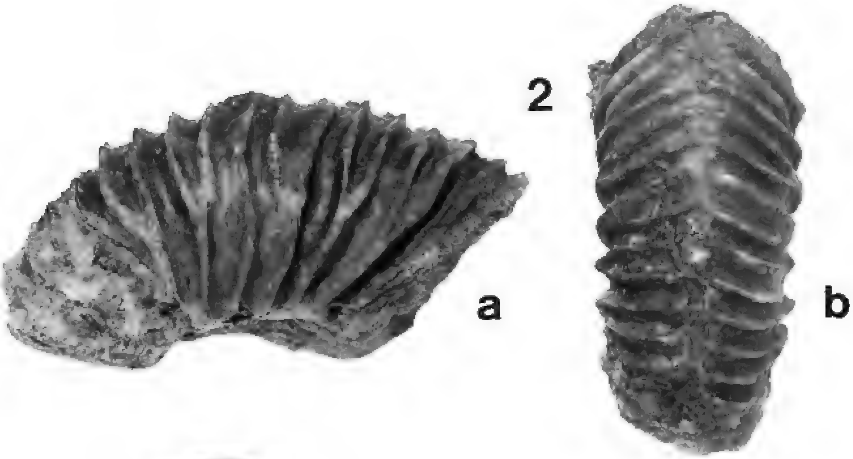
Tafel 12

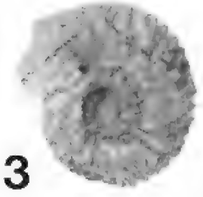
Fig. 1. *Garantiana coronata* Wetzel [M], Schalenexemplar mit Beginn der Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/7. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 81 mm.

Fig. 2. *Garantiana bentzi* Wetzel [M], beschaltes Windungsfragment. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS Inv.-Nr. 64357/8. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – Länge: 63 mm.

Fig. 3. *Cadomites (Polyplectites)* cf. *dorni* (Roche) [m], komplettes Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Straße von Bopfingen nach Kirchheim bei Kalkofen. SMNS Inv.-Nr. 64359/1. – Lateralansicht. – D: 26 mm.


*
1
a
b

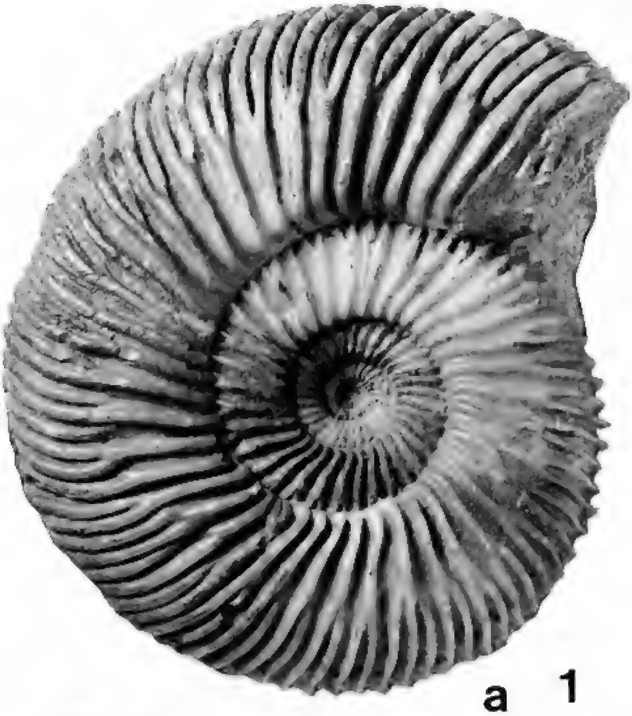

2
a
b

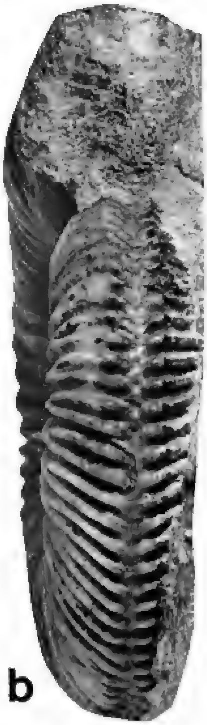

3

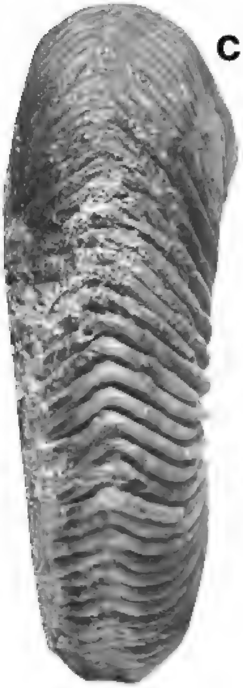
Tafel 13

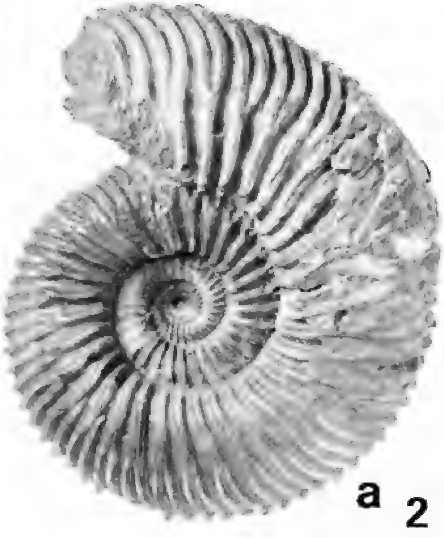
Fig. 1. *Garantiana* aff. *tetragona* Wetzel (n. sp.?) [M], komplettes Schalenexemplar. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Oberdorf-Karksteinstraße. SMNS Inv.-Nr. 64096/3. – (leg. M. Stolmar). – a: Lateralansicht; b-c: Ventralansichten. – D: 96 mm.

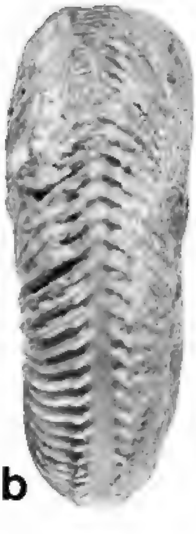
Fig. 2. *Garantiana* aff. *tetragona* Wetzel (n. sp.?) [M], Phragmokon mit Beginn der Wohnkammer. Parkinsoni-Zone, Acris-Subzone, *subarietis* β-Horizont, Parkinsonien-Oolith, Schicht **P 2,** Bopfingen-Aalener Straße. SMNS Inv.-Nr. 64098/16. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – D: 67 mm.


a
1


b


c


a
2


b

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 296	16 pp., 10 figs	Stuttgart, 15. 12. 2000

Two new fossil dragonfly species (Insecta: Odonata: Anisoptera: Araripegomphidae and Lindeniidae) from the Crato Limestone (Lower Cretaceous, Brazil)

By Günter Bechly, Stuttgart

With 10 Figures

Summary

Two new dragonfly taxa are described from the Lower Cretaceous limestones of the Crato Formation (Brazil): *Araripegomphus hanseggeri* n. sp. and *Cratolindenia knuepfae* n. gen. n. sp. which both belong to the gomphid clade within Anisoptera. With at least 10 known species the gomphids represent the most diverse and also most abundant group of dragonflies at this locality, which has to be regarded as strong evidence for the presence of rivers. While all other known gomphid species belong to the Araripegomphidae and Proterogomphidae – Cordulagomphinae, the new genus *Cratolindenia* appears to be the first record of Lindeniidae – Lindeniinae from this locality.

Zusammenfassung

Zwei neue Libellentaxa werden aus den unterkretazischen Plattenkalken der Crato-Formation (Brasilien) beschrieben: *Araripegomphus hanseggeri* n. sp. und *Cratolindenia knuepfae* n. gen. n. sp., die beide zur monophyletischen Gruppe der Gomphiden innerhalb der Anisoptera gehören. Mit mindestens 10 bekannten Arten sind die Flussjungfern die artenreichste und auch individuenreichste Libellengruppe dieser Fundstelle, was als ein deutliches Indiz auf das Vorhandensein von Fließgewässern zu werten ist. Während alle anderen bekannten Gomphidenarten zu den Araripegomphidae und Proterogomphidae – Cordulagomphinae gehören, ist die neue Gattung *Cratolindenia* offenbar der erste Nachweis der Lindeniidae – Lindeniinae von dieser Lokalität.

1. Introduction

In the last years numerous new fossil dragonflies from the Lower Cretaceous of the Crato Formation limestones in NE Brazil could be scientifically studied and described (Carle & Wighton, 1990; Bechly, 1998b). Meanwhile, 32 species and several hundred specimens are known (Bechly, 1998b) which suggests a rather high diversity of dragonflies in the surrounding habitats of the Crato lagoon. In this work I describe two further dragonfly species which belong to the clade Gomphides within Anisoptera. With totally 10 different species (about 29 % of all odonate species known from this locality) this clade proves to be the most diverse dragonfly group from the Crato limestones. This agrees with the fact that about 56 % of the fossil dragonfly larvae from this locality belong to the gomphid clade (Bechly, 1998b). Since the majority of extant gomphids are adapted to fluviatile habitats, the abundance of gomphid dragonflies at this locality strongly suggests the presence of various rivers and brooks that flew into the Crato lagoon (Bechly, 1998a).

2. Material and methods

The drawings were made with a camera lucida and a binocular microscope, while the photos were made by directly scanning the concerning fossil specimens with a flatbed scanner. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of Riek & Kukalová-Peck (1984), amended by Nel et al. (1993) and Bechly (1996), and the phylogenetic classification of Gomphides is based on Bechly (1996, 2000). The systematic analysis is based on the principles of consequent Phylogenetic Systematics (sensu Hennig, 1966, 1969, and Wägele, 2000).

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linneaus, 1758 (= Hexapoda Latreille, 1825)
Pterygota Brauer, 1885
Order Odonata Fabricius, 1793
Suborder Anisoptera Selys in Selys & Hagen, 1854
Euanisoptera Bechly, 1996
Exophytica Bechly, 1996
Gomphides Bechly et al., 1998
Family Araripegomphidae Bechly, 1996

Genus *Araripegomphus* Nel & Paicheler, 1994

Araripegomphus hanseggeri n. sp.
Figs 1–8

Holotype: Female specimen SMNS no. 64415 (old no. H13) in collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde, Stuttgart, Germany. This specimen was kindly donated to this museum by Mr Hans Egger (Erding).

Paratype and allotype: Male specimen SMNS no. 64416a,b (old nos H21 and H20) in collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde, Stuttgart, Germany. Several further specimens with identical characters have been seen in the collections of a German fossil trader.

Type locality: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, north-east Brazil (Maisey, 1990).

Type horizon: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu Martill et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivation of name: Named in honour of Mr Hans Egger (Erding).

Diagnosis. – This new species is very similar to the type species *A. cretacicus* Nel & Paicheler, 1994: About three intercalary veins between IR2 and RP3/4, and two intercalary veins between MA and MP; no Rspl and Mspl; male hindwing without any posterior branch of anal vein between anal loop and anal triangle; female hindwing with three posterior branches of anal vein; pterostigma distinctly braced in all wings and covering 3.5 cells. It differs from the other two species (*A. cretacicus* Nel & Paicheler, 1994 and *A. andreneli* Bechly, 1998) of the same genus by the following characters: Average wing length somewhat smaller (forewing only 32 mm long); only one secondary antenodal crossvein between the two primaries Ax1 and Ax2 in the forewing (autapomorphy); hindwing CuAa with 5–6 posterior branches, instead of 4–5 (usually 4); directly distal of the oblique vein there is a gap of crossveins between RP2 and IR2 in both pairs of wings (autapomorphy); area between RP2 and IR2 distally widened with 2–4 rows of cells between these veins in both pairs of wings (autapomorphy); hypertriangulum quadrangular, since the trigonal vein is ending on the distal side MAb of the discoidal triangle in both pairs of wings (autapomorphy); anal loop divided into 2–3 cells and distinctly closed posteriorly in both sexes. Furthermore, it differs from the type-species *A. cretacicus* by the presence of only two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area in both pairs of wings (as in *A. andreneli*).

Description

Holotype specimen SMNS no. 64415 (Figs 1–5): A nearly complete and well-preserved fossil dragonfly with all four wings in outstretched position, preserved in ventral aspect. The apparent abdomen has been "reconstructed" (painted)

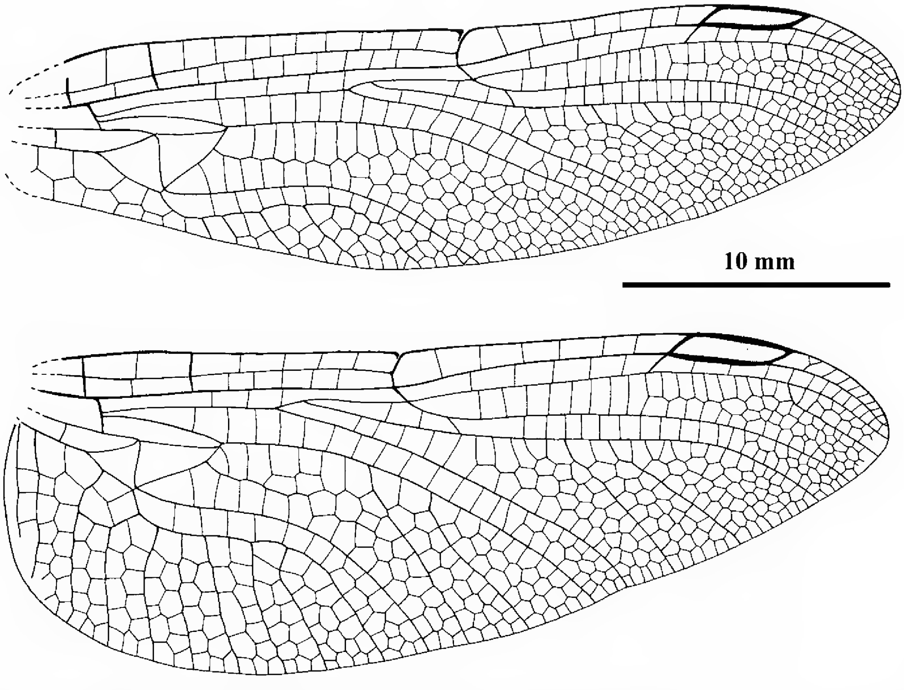


Fig. 1. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., female holotype SMNS no. 64415, left wings (in ventral aspect). Scale 10 mm.

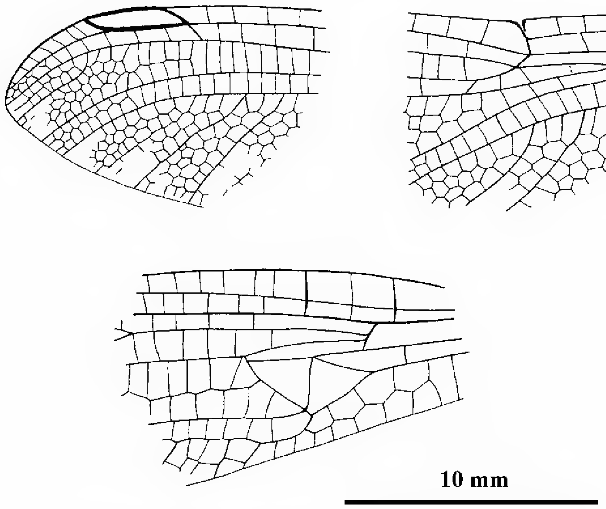


Fig. 2. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., female holotype SMNS no. 64415, right forewing (in ventral aspect). Scale 10 mm.

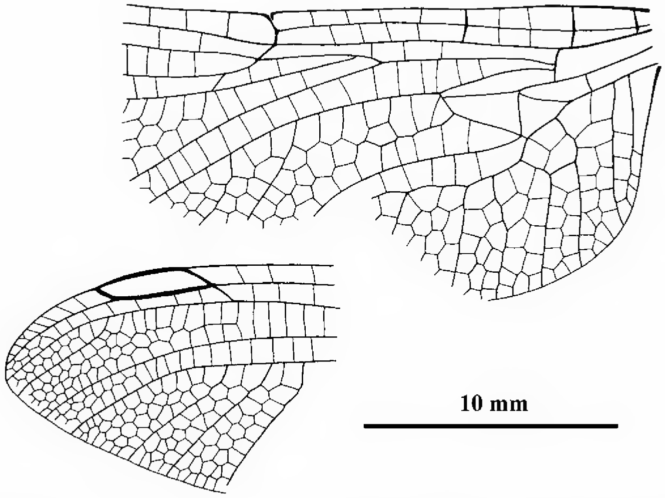


Fig. 3. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., female holotype SMNS no. 64415, right hindwing (in ventral aspect). Scale 10 mm.

by the Brazilian preparator, while the true abdomen is missing. The legs are preserved, but folded beneath the thorax, so that no details of thorax or legs are visible. The head is well-preserved (max. width 7 mm). The total wing span is 69.5 mm. The wings probably have been hyaline. The shape of the hindwing with rounded anal area and no anal triangle shows that it is a female specimen. The measurements were mostly taken from the left pair of wings (the right pair in the fossil, since preserved in ventral aspect).

Forewing: Length, 33.6 mm; width at nodus, 8.9 mm; distance from base to nodus, 17.3 mm (the nodus is situated at about 51 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 9.2 mm; distance from base to arculus, 3.3 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.7 mm basal of arculus and Ax2 is 3.3 mm distal of Ax1 (on the level of basal side of discoidal triangle); only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (more or less aligned); distal of Ax2 there are nine secondary antenodal crossveins between costal margin and ScP and eight of them between ScP and RA; only four antesubnodal crossveins, with a long gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY, 1996) directly basal of the subnodus; secondary antenodal crossveins are non-aligned; seven postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and only four postsubnodal crossveins (not aligned); no distinct "libellulid gap" (sensu BECHLY, 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 3.4 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers 3.5 cells; RA is distinctly broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; bases of veins RP and MA (sectors of arculus) separated at arculus; the hypertriangle is 4.7 mm long and max. 0.6 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is slightly curved; the hypertriangle is quadrangular, since the trigonal vein ends on MAb instead of the distal angle of discoidal triangle; discoidal triangle transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 2.2 mm; length of its costal side, 2.7 mm; length of its distal side MAb, 3.3 mm; MAb is more or less straight, but there is a postdiscoidal intercalary vein originating at MAb; a distinct pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits a large unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.7 mm basal of arculus; anal area max. 2.1 mm wide with two rows of cells; cubito-anal area max. 2.2 mm wide with up to three rows of cells; CuA with four posterior branches; MP ends on the level of the nodus; basal postdiscoidal area with only two rows of cells; postdiscoidal area distally distinctly widened (width near discoidal triangle, 2.5 mm; width at hind margin, 6.1 mm); no Mspl, but two or three weak intercalary veins in the distal postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between their basal parts, but with 2–3 rows of cells between their distal parts; first branching of RP ("midfork") 4.7 mm basal of subnodus; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 1.3 mm and 1.5 cells distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus (two basal of oblique vein); directly distal of the oblique vein there is a gap of crossveins between RP2 and IR2; RP2 and IR2 relatively straight and parallel with only one row of cells between them up to the level of the distal end of the pterostigma, but distally with 2–3 rows of cells between these veins; no Rspl, but two distinct intercalary veins in the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent with one rows of cells between them up to shortly basal of the level of the pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 below distal side of pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and three to four rows of cells between pseudo-IR1 and RP2.

Hindwing: Length, 32.7 mm; width at nodus, 11.5 mm (max. width, 12.1 mm); distance from base to nodus, 14.0 mm (the nodus is situated basal of midwing at about 43 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 10.4 mm; distance from base to arculus, 2.9 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the

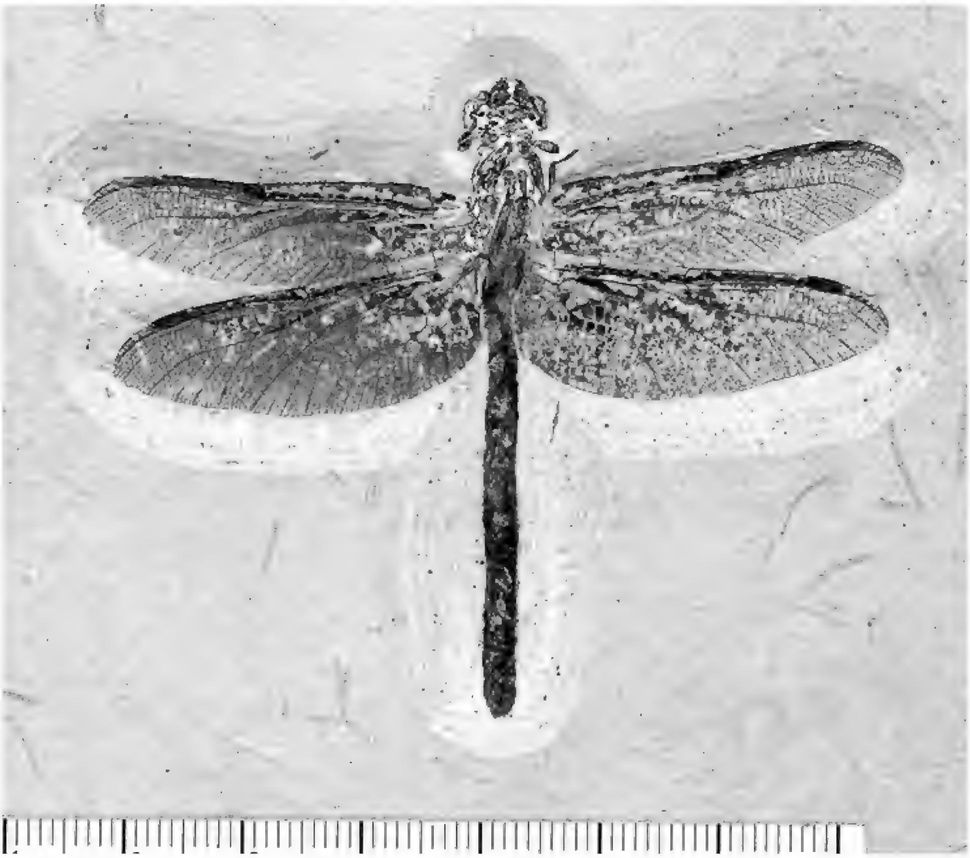


Fig. 4. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., female holotype SMNS no. 64415. Scale as indicated by rule.

other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.4 mm basal of arculus and Ax2 is 4.0 mm distal of Ax1 (about the level of the distal third of the discoidal triangle); one (left wing) or two (right wing) secondary antenodal crossvein(s) between Ax1 and Ax2 (more or less aligned); distal of Ax2 there are four secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP and five of them between ScP and RA; the secondary antenodal crossveins distal of Ax2 are non-aligned; three antesubnodal crossveins, with a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly, 1996) directly basal of the subnodus, as well as a long gap directly distal of the arculus; six postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and five postsubnodal crossveins (not aligned); no distinct "libellulid gap" (sensu Bechly, 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 3.9 mm long and max. 1.1 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers three (left wing) to three and a half (right wing) cells; RA is distinctly broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are shortly separated at the arculus; the hypertriangle is 4.4 mm long and max. 0.8 mm wide (distinctly wider than in the forewing); the hypertriangle is free and its costal side (MA) is curved; the hypertriangle is quadrangular, since the trigonal vein ends on MAb instead of the distal angle of discoidal triangle; the discoidal triangle is

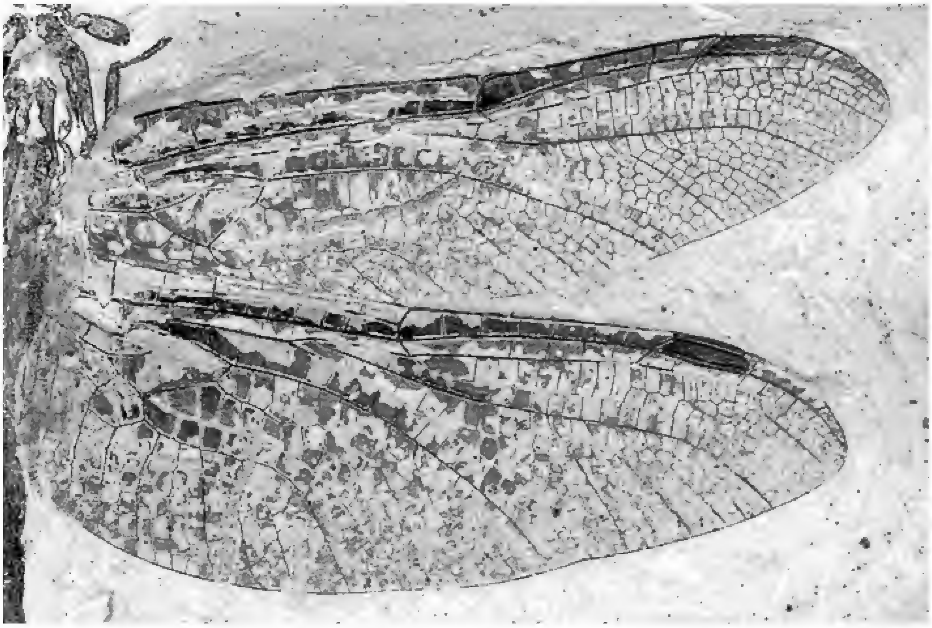


Fig. 5. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., female holotype SMNS no. 64415, left wings (in ventral aspect). Without scale.

elongate and free; length of basal side of discoidal triangle, 1.8 mm; length of its costal side, 3.0 mm; length of its distal side MAb, 3.6 mm; MAb is angled and a postdiscoidal intercalary vein originates at this angle; pseudo-anal vein PsA is somewhat less distinct than in the forewing; subdiscoidal triangle smaller than in forewing, but as well free; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.4 mm basal of arculus; anal area max. 6.7 mm wide with seven rows of cells; cubito-anal area max. 5.0 mm wide with up to 6–7 rows of cells; CuAa with five posterior branches; CuAb distinctly developed; "gaff" short; anal loop quadrate and three-celled, and well-closed posteriorly; MP ends on level of nodus; the area between CuA and MP is basally narrow (with only one row of cells) and distally somewhat widened (with 2–3 rows of cells); only two rows of cells in the most basal part of the postdiscoidal area; the postdiscoidal area is distally strongly widened (width near discoidal triangle, 2.5 mm; width at hind margin, 6.5 mm); no Mspl, but two distinct intercalary veins in the distal part of the postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between their basal parts, but with 2–3 rows of cells between their distal parts; first branching of RP ("midfork") 5.0 mm basal of subnodus; three (left wing) or five (right wing) antefurcal crossveins between RP and MA basal of midfork; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 1.7 mm and 1.5 cells distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus (two basal of oblique vein); directly distal of the oblique vein there is a gap of crossveins between RP2 and IR2; RP2 and IR2 relatively straight and parallel with only one row of cells between them up to the level of the distal end of the pterostigma, but distally with 2–4 rows of cells between these

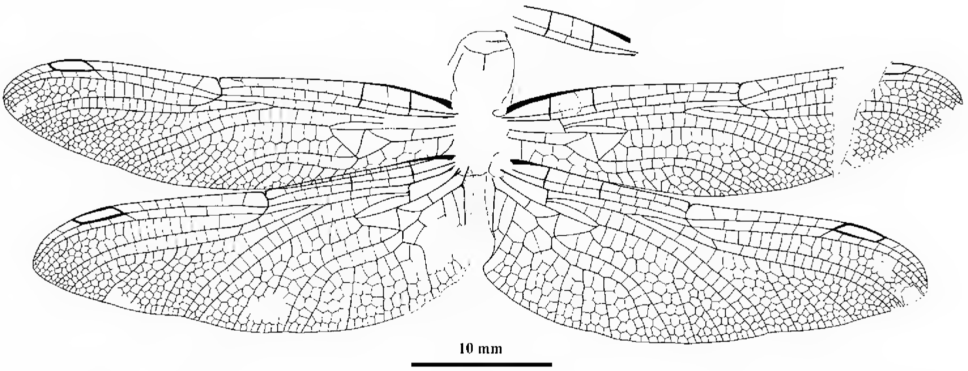


Fig. 6. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., male allotype SMNS no. 64416a, plate. Scale 10 mm (right and left pair of wings have been drawn separately and then mounted together, therefore their relative positions are slightly different from the original).

veins; no Rspl, but three distinct intercalary veins in the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent, with one row of cells between them up to the basal end of pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 below distal side of pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1, and 3–4 rows of cells between pseudo-IR1 and RP2; wing base rounded without anal angle and anal triangle, thus it is a female specimen; three posterior branches of anal vein between CuAb and anal margin; no membranule is visible.

Paratype and allotype specimen SMNS no. 64416a,b (Figs 6–8): Plate (no. 64416a) and counterplate (no. 64416b) of a male dragonfly with all four wings preserved in connection with the thorax. Head, legs, and abdomen are missing. The total wing span is 68.0 mm.

Forewing: Length, 32.9 mm; width at nodus, 7.9 mm; distance from base to nodus, 17.1 mm (the nodus is situated at about 52 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 9.2 mm; distance from base to arculus, 4.2 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.6 mm basal of arculus and Ax2 is 3.3 mm distal of Ax1 (on the level of basal side of discoidal triangle); only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (aligned); distal of Ax2 there are eight secondary antenodal crossveins between costal margin and ScP and seven of them between ScP and RA; five antesubnodal crossveins, with a long gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY, 1996) directly basal of the subnodus; secondary antenodal crossveins are non-aligned; six postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and only 5–6 postsubnodal crossveins (not aligned); no distinct "libellulid gap" (sensu BECHLY, 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 2.9 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers three cells; RA is broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; bases of veins RP and MA (sectors of arculus) separated at arculus; the hypertriangle is 4.4 mm long and max. 0.6 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is slightly curved; the hypertriangle is quadrangular, since the trigonal vein ends on MAb instead of the distal angle of discoidal triangle; discoidal triangle transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 2.0 mm;

length of its costal side, 2.5 mm; length of its distal side MAb, 2.9 mm; MAb is weakly angled, with a postdiscoidal intercalary vein originating at the angle of MAb; a distinct pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits a large unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.4 mm basal of arculus; anal area max. 1.9 mm wide with two rows of cells; cubito-anal area max. 2.0 mm wide with up to three rows of cells; CuA with 5–6 posterior branches; MP ends on the level of the nodus; basal postdiscoidal area with only two rows of cells; postdiscoidal area distally distinctly widened (width near discoidal triangle, 2.2 mm; width at hind margin, 5.4 mm); no Mspl, but two weak intercalary veins in the distal postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between their basal parts, but with 2–3 rows of cells between their distal parts; first branching of RP ("midfork") 4.4 mm basal of subnodus; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 1.5 mm and 1.5 cells distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus (two basal of oblique vein); directly distal of the oblique vein there is a gap of crossveins between RP2 and IR2; RP2 and IR2 relatively straight and parallel with only one row of cells between them up to the level of the distal end of the pterostigma, but distally with 2–4 rows of cells between these veins; no Rspl, but three distinct intercalary veins in the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent with one rows of cells between them up to the level of the basal end of pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 below distal side of pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and three rows of cells between pseudo-IR1 and RP2.

Hindwing: Length, 31.4 mm; width at nodus, 10.1 mm (max. width, 10.7 mm); distance from base to nodus, 13.7 mm (the nodus is situated basal of midwing at about 44 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 10.6 mm; distance from base to arculus, 3.6 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.4 mm basal of arculus and Ax2 is 4.1 mm distal of Ax1 (about the level of the distal angle of the discoidal triangle); two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (imprecisely aligned); distal of Ax2 there are four secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP and also four of them between ScP and RA; the secondary antenodal crossveins distal of Ax2 are non-aligned; three or four antesubnodal crossveins, with a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly, 1996) directly basal of the subnodus, as well as a long gap directly distal of the arculus; six or seven postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and five postsubnodal crossveins (not aligned); no distinct "libellulid gap" (sensu Bechly, 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 3.3 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers three cells; RA is distinctly broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are separated at the arculus; the hypertriangle is 4.2 mm long and max. 0.7 mm wide (distinctly wider than in the forewing); the hypertriangle is free and its costal side (MA) is curved; the hypertriangle is quadrangular, since the trigonal vein ends on MAb instead of the distal angle of discoidal triangle; the discoidal triangle is elongate and free; length of basal side of discoidal triangle, 1.8 mm; length of its costal side, 2.9 mm; length of its distal side MAb, 3.4 mm; MAb is angled and a postdiscoidal intercalary vein originates at this angle; pseudo-anal vein PsA is somewhat less distinct than in the forewing; subdiscoidal triangle small-

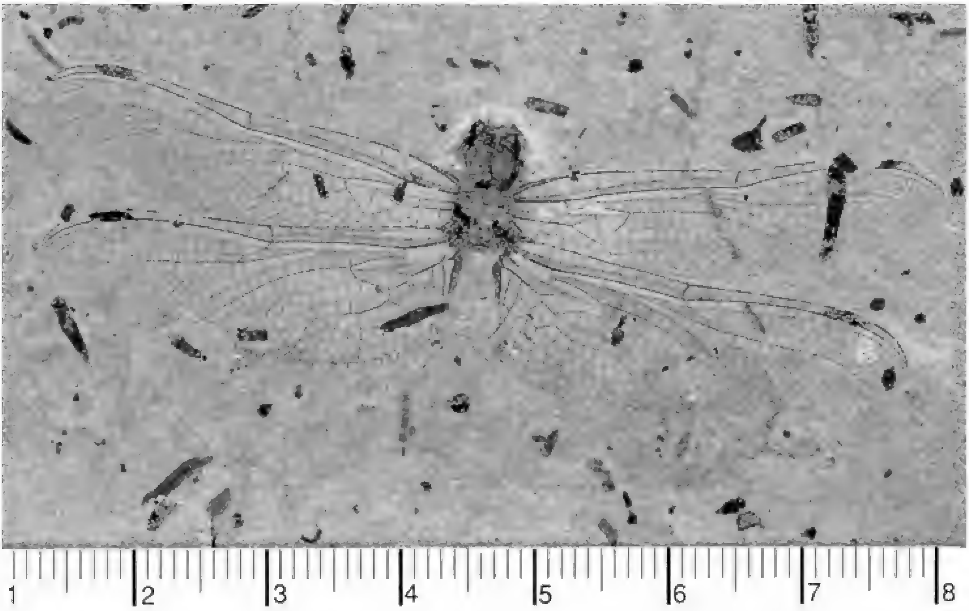


Fig. 7. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., male allotype SMNS no. 64416a, plate. Scale as indicated by rule.

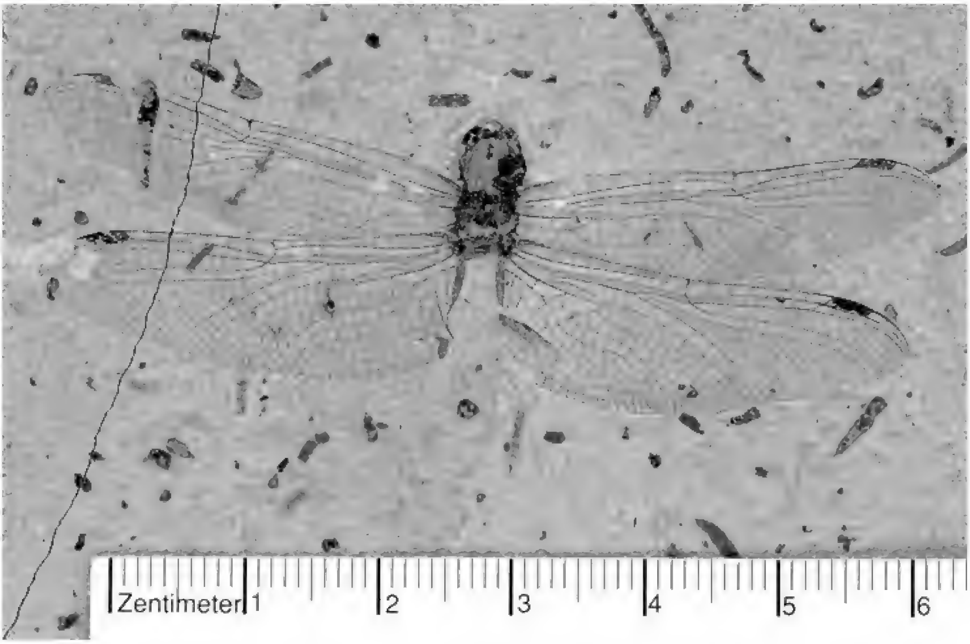

Zentimeter 1
2
3
4
5
6

Fig. 8. *Araripegomphus hanseggeri* n. sp., male allotype SMNS no. 64416b, counterplate. Scale as indicated by rule.

er than in forewing, but as well free; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.2 mm basal of arculus; anal area max. 5.9 mm wide with six rows of cells; cubito-anal area max. 4.2 mm wide with five rows of cells; CuAa with four (right wing) or five (left wing) posterior branches; CuAb distinctly developed; "gaff" short; anal loop quadrate and two-celled, and well-closed posteriorly; MP ends on level of nodus; the area between CuA and MP is basally narrow (with only one row of cells) and distally somewhat widened (with 2–3 rows of cells); only two rows of cells in the most basal part of the postdiscoidal area; the postdiscoidal area is distally strongly widened (width near discoidal triangle, 2.3 mm; width at hind margin, 5.9 mm); no Mspl, but two distinct intercalary veins in the distal part of the postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between their basal parts, but with two rows of cells between their distal parts; first branching of RP ("midfork") 4.8 mm basal of subnodus; three (left wing) or four (right wing) antefurcal crossveins between RP and MA basal of midfork; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 1.8 mm and 1.5 cells distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus (two basal of oblique vein); directly distal of the oblique vein there is a gap of crossveins between RP2 and IR2; RP2 and IR2 relatively straight and parallel with only one row of cells between them up to the level of the distal end of the pterostigma, but distally with 2–3 rows of cells between these veins; no Rspl, but three distinct intercalary veins in the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent, with one row of cells between them up to the basal end of pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 below distal side of pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1, and 3–4 rows of cells between pseudo-IR1 and RP2; wing base with anal angle and a long three-celled anal triangle (hind margin of anal triangle with straight basal part and a concave distal part, separated by a kink), thus it is a male specimen; only one posterior branch of anal vein between CuAb and anal triangle; a long and narrow membranule is visible in both hindwings.

Family Lindeniidae JACOBSON & BIANCHI, 1905

Genus *Cratolindenia* n. gen.

Type species: *Cratolindenia knuepfae* n. sp., by present designation.
Derivatio nominis: After the town of Crato near the type locality and the genus *Lindenia*.
Diagnosis. – See diagnosis of type species, since monotypic.

Phylogenetic position. – Within Gomphides this new genus shares with Lindeniidae – Lindeniinae the following putative synapomorphies: Hypertriangle divided; IR2 and MA with a more or less distinct secondary branch; hindwing discoidal triangle longitudinal elongate with a strongly sigmoidal and angulated distal side, caused by the development of a more distinct supplementary sector (trigonal planate) in the postdiscoidal area (convergent to Hagenioidea); forewing discoidal triangle divided in more than two cells (convergent to a few Progomphidae and some Gomphoidini); forewing subdiscoidal triangle divided into three cells; arculus very close to Ax1 in both pairs of wings. Furthermore, the plesiomorphic presence of more than 5 antefurcal crossveins between RP and MA in the hindwing excludes a position within "higher" gomphids (clade Oligophlebiata). The plesiomorphic absence of some other groundplan apomorphies of Lindeniinae (e.g. IR2 apparently dichotomously forked shortly distal of oblique vein; hindwing discoidal triangle divided into more than 2 cells; supplementary cubito-anal-crossveins in forewing) indicates that this new genus belongs to the stemgroup of this taxon.

Cratolindenia knuepfae n. sp.

Figs 9–10

Holotype: Female specimen SMNS no. 64414 (old no. K29) in collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde, Stuttgart, Germany. This specimen was kindly donated to this museum by Mrs Lotti Knüpf (Erbstadt).

Type locality: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, north-east Brazil (Maisey, 1990).

Type horizon: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu Martill et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivation of name: Named in honour of Mrs Lotti Knüpf (Erbstadt).

Diagnosis. – This interesting new genus and species is distinguished by the following combination of characters: Absence of an apparent dichotomic forking of IR2 (plesiomorphy), but secondary branches of IR2 and MA distinctly developed; absence of accessory cubito-anal crossveins (plesiomorphy); 2–3 rows of cells between the distal parts of RP3/4 and MA; 6–7 antefurcal crossveins between RP and MA in the hindwing (plesiomorphy); hypertriangulum quadrangular in both pairs of wings (autapomorphy); distal side MAb discoidal triangles strongly kinked; discoidal triangle transverse and three-celled in the forewing, but elongate and two-celled in the hindwing; forewing subdiscoidal triangle divided into three cells; pterostigma very long, covering six cells, and distinctly braced; presence of a short

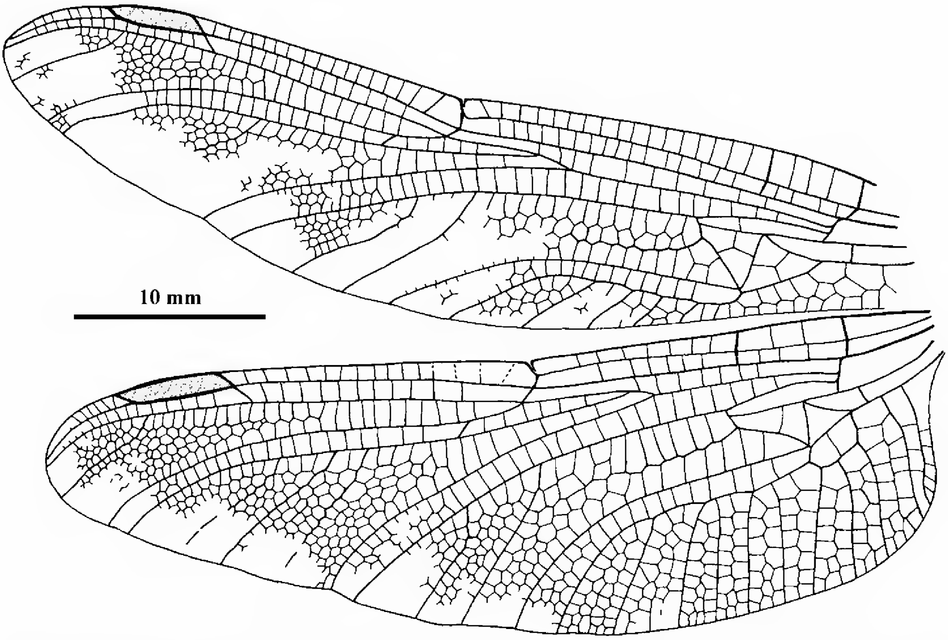


Fig. 9. *Cratolindenia knuepfae* n. gen. n. sp., female holotype SMNS no. 64414. Scale 10 mm.

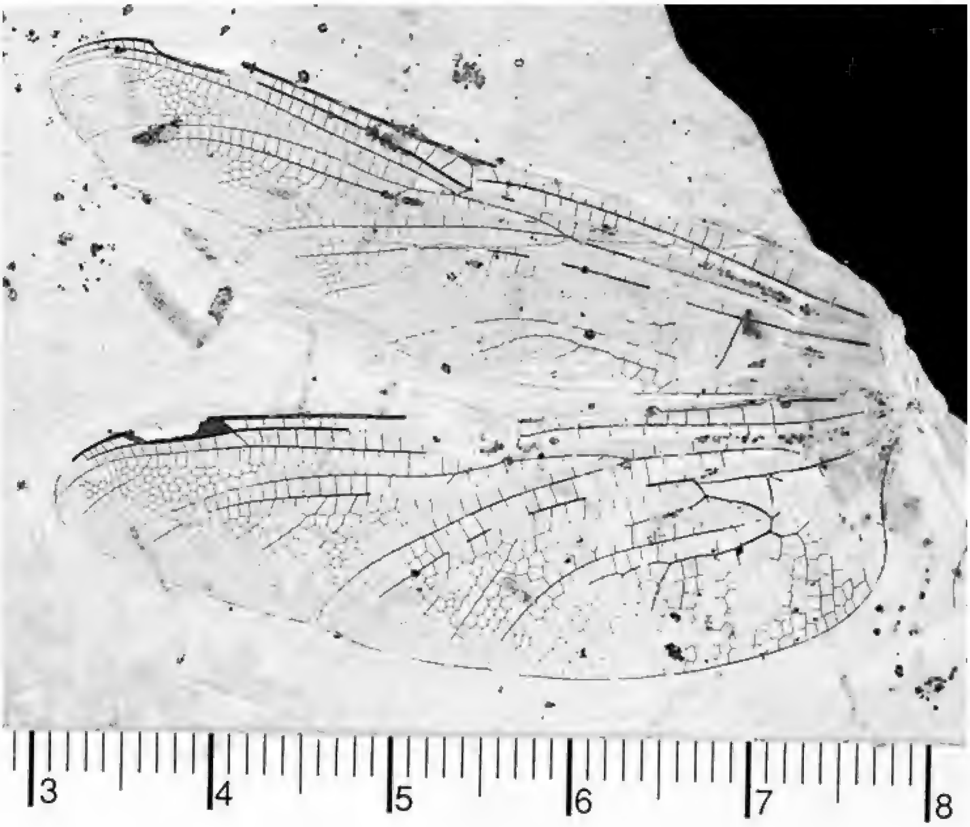


Fig. 10. *Cratolindenia knuepfae* n. gen. n. sp., female holotype SMNS no. 64414. Scale as indicated by rule.

"libelluid gap" (sensu Bechly, 1996) and a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly, 1996) directly distal and basal of the subnodus respectively (autapomorphy); oblique vein three cells distal of subnodus; 3–4 secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 in the forewing, and 2–3 in the hindwing; arculus very close to Ax1; anal loop elongate and two-celled.

Description

An isolated left pair of wings (preserved in dorsal aspect).

Forewing: Length, 49.6 mm; width at nodus, 11.8 mm; distance from base to nodus, 25.0 mm (the nodus is situated at about 50 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 14.6 mm; distance from base to arculus, 4.4 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.4 mm basal of arculus and Ax2 is 5.1 distal of Ax1 (only slightly distal of basal side of discoidal triangle); only three (first row) or four (second row) secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (not aligned); distal of Ax2 there are 17 secondary antenodal crossveins between costal margin and ScP and 16 of them between ScP and RA; ten antesubnodal crossveins with a short gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly, 1996) directly basal of the subnodus; secondary antenodal crossveins are non-aligned; 17 postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and 13 postsubnodal crossveins between subnodus and stigmal brace (not aligned with postnodal crossveins); a short "libellulid gap" (sensu Bechly, 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 4.6 mm long and max. 1.1 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers six cells; RA is somewhat broadened along the pterostigma; arculus is very close to Ax1 and totally straight; bases of veins RP and MA (sectors of arculus) distinctly separated at arculus; the hypertriangle is 6.9 mm long and max. 0.8 mm wide; hypertriangle divided by a single crossvein and its costal side (MA) is slightly curved; the hypertriangle is distinctly quadrangular, since the trigonal vein ends on MAb instead of the distal angle of discoidal triangle; discoidal triangle transverse and three-celled; length of basal side of discoidal triangle, 3.1 mm; length of its costal side, 3.4 mm; length of its distal side MAb, 4.4 mm; MAb is strongly kinked with a strong but short postdiscoidal intercalary vein originating at the kink; a distinct pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits a large three-celled subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.6 mm basal of arculus; anal area max. 2.6 mm wide with 2–3 rows of cells; cubito-anal area max. 2.9 mm wide with up to five rows of cells; CuA with five posterior branches; MP ends distal of the level of the nodus; basal postdiscoidal area with three rows of cells; postdiscoidal area distally distinctly widened (width near discoidal triangle, 3.2 mm; width at hind margin, 9.0 mm); no Mspl, but two strong intercalary veins in the distal postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel, with only one row of cells between their basal parts, but with 2–3 rows of cells between their distal parts; first branching of RP ("midfork") 6.7 mm basal of subnodus; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 2.7 mm and three cells distal of subnodus; two bridge crossveins between RP2 and IR2 basal of subnodus (five basal of oblique vein); RP2 and IR2 parallel with only one row of cells between them up to the level of the distal end of pterostigma, but more distally 2–3 rows of cells between them; no Rspl, but one strong intercalary vein in the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent with one row of cells between them in the basal half of the area basal of pterostigma, but with 2–3 rows of cells between them in the distal half of this area; pseudo-IR1 very distinct and originating on RP1 below distal side of pterostigma; three rows of cells between pseudo-IR1 and RP1, and about six rows of cells between pseudo-IR1 and RP2.

Hindwing: Length, 47.6 mm; width at nodus, 14.6 mm (max. width, 15.1 mm); distance from base to nodus, 21.3 mm (the nodus is situated at about 45 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 16.0 mm; distance from base to arculus, 5.3 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.4 mm basal of arculus and Ax2 is 5.9 distal of Ax1 (slightly basal of distal angle of discoidal triangle); only two (first row) or three (second row) secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (not aligned); distal of Ax2 there are seven secondary antenodal crossveins between costal margin and ScP and six of them between ScP and RA; seven antesubnodal crossveins with a long gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly, 1996) directly basal of the subnodus; secondary antenodal crossveins are non-aligned; about 15 postnodal crossveins between nodus and pterostigma, and at least 11 postsubnodal crossveins between subnodus and stigmal brace (not aligned with postnodal crossveins); the postnodal area directly distal of the nodus is destroyed, so that it is not visible if there was a short "libellulid gap" (sensu BECHLY, 1996); the pterostigma is 5.4 mm long and max. 1.0 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers six cells; RA is somewhat broadened along the pterostigma; arculus is very close to Ax1 and totally straight; bases of veins RP and MA (sectors of arculus) distinctly separated at arculus; the hypertriangle is 6.0 mm long and max. 1.0 mm wide; hypertriangle not divided by crossveins and its costal side (MA) is distinctly curved; the hypertriangle is distinctly quadrangular, since the trigonal vein ends on MAb instead of the distal angle of discoidal triangle; discoidal triangle elongate and two-celled; length of basal side of discoidal triangle, 2.4 mm; length of its costal side, 4.0 mm; length of its distal side MAb, 4.9 mm; MAb is strongly kinked with a strong but short postdiscoidal intercalary vein originating at the kink; a distinct pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits an unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.1 mm basal of arculus; anal area max. 8.2 mm wide with 7–8 rows of cells; cubito-anal area max. 6.5 mm wide with up to nine rows of cells; CuA with four strong posterior branches; CuAb distinctly developed; "gaff" short; anal loop elongate (3.1 mm long) and two-celled; MP ends distal of the level of the nodus; basal postdiscoidal area with two rows of cells; postdiscoidal area distally strongly widened (width near discoidal triangle, 3.2 mm; width at hind margin, 8.7 mm); no Mspl, but two strong intercalary veins in the distal postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel, with only one row of cells between their basal parts, but with 2–3 rows of cells between their distal parts; first branching of RP ("midfork") 7.0 mm basal of subnodus; IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2, 2.9 mm and three cells distal of subnodus; three bridge crossveins between RP2 and IR2 basal of subnodus (six basal of oblique vein); RP2 and IR2 parallel with only one row of cells between them up to the level of the distal end of pterostigma, but more distally at least two rows of cells between them; no Rspl, but three intercalary vein in the area between IR2 and RP3/4, one of which is rather strong; RP1 and RP2 divergent with one row of cells between them in the basal half of the area basal of pterostigma, but with 2–3 rows of cells between them in the distal half of this area; pseudo-IR1 distinct and originating on RP1 below distal side of pterostigma; 3–4 rows of cells between pseudo-IR1 and RP1, and about 6–7 rows of cells between pseudo-IR1 and RP2; wing base rounded without anal angle and anal triangle, thus it is a female specimen; three posterior branches of anal vein between CuAb and anal margin; no membranule is visible.

4. Acknowledgements

I am most grateful to Mr H. EGGER (Erding) and Mrs L. KNÜPF (Erbstadt) for the donation of the two holotype specimens. I am indebted to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

5. References

BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und der Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

– (1998): Santana – Forschungsgeschichte und Fauna. – Fossilien, **3**/98: 148–156; Korb. – [1998a]

– (1998): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeast Brazil (Insecta: Odonata). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **264**: 1–66; Stuttgart. – [1998b]

– (2000): Phylogenetic Systematics of Odonata. – Website on the Internet (URL: http://www.bechly.de/phylosys.htm).

Carle, F. L. & Wighton, D. C. (1990): Odonata. Chapter 3. – *In*: Grimaldi, D. A. (ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 51–68; New York.

Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – Urbana (Univ. Illinois Press).

– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp.; Frankfurt a. M. (Kramer).

Maisey, J. G. (1990): Stratigraphy and depositional environment of the Crato Member (Santana Formation, Lower Cretaceous of N.E. Brazil). – *In*: Grimaldi, D. A. (ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 15–19; New York.

Martill, D. M., Brito, P. M., Wenz, S. & Wilby, P. R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. – *In*: Jarzembowski, E. A. (ed.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils Series, **5**. 159 pp.; London (The Palaeontological Association).

Wägele, J.-W. (2000): Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. 315 pp.; München (Pfeil).

Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Paicheler, J.-C. & Henrotay, M. (1993): Les "Anisozygoptera" fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro horssérie, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.

Nel, A. & Paicheler, J.-C. (1994): Les Gomphidae fossiles. Un inventaire critique (Odonata: Gomphidae). – Ann. Soc. entomol. Fr., (N.S.) **30**/1: 55–77; Paris.

Riek, E. F. & Kukalová-Peck, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

Author's address:

Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly@gmx.de.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 297	10 S., 5 Abb.	Stuttgart, 29. 12. 2000

Zur Altersstellung der Schlernplateau-Schichten (Mitteltrias) am Schlern (westliche Dolomiten, Italien)

On the stratigraphic age of the Schlernplateau Beds (Middle Triassic) at the Schlern Mountain (western Dolomites, Italy)

Von Max Urlichs, Stuttgart und Gottfried Tichy, Salzburg

Mit 5 Abbildungen

Abstract

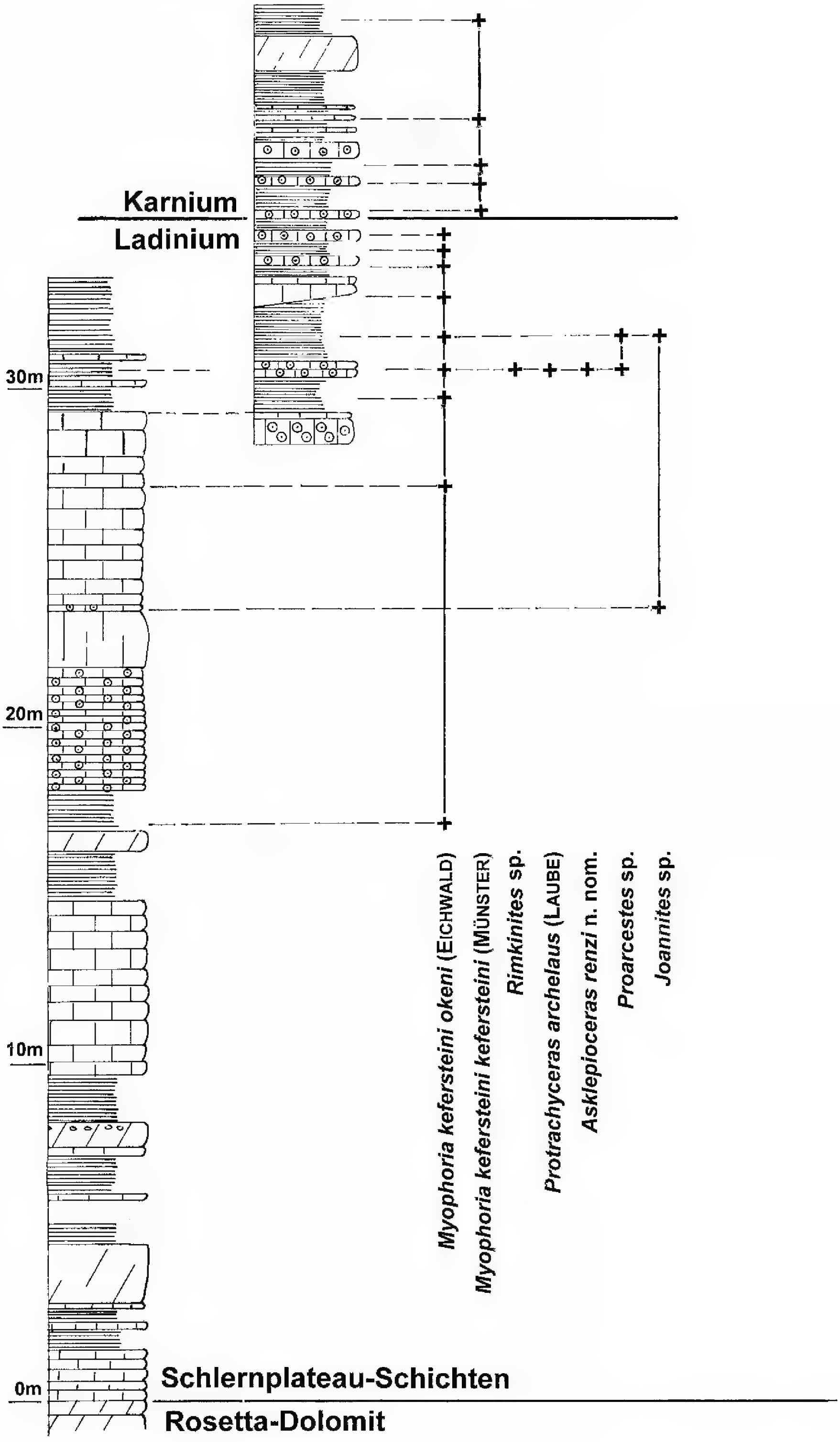
For the first time *Rimkinites* sp., *Protrachyceras archelaus* and *Asklepioceras renzi* nov. nom. were collected bed by bed from the Schlernplateau Beds of the Schlern Mountain (western Dolomites, Italy). They indicate the Regoledanus Zone of the Upper Ladinian. Due to a homonymy, *Asklepioceras helenae* is renamed *Asklepioceras renzi.* The occurrence of *Myophoria kefersteini kefersteini* in the uppermost part of the Schlernplateau Beds indicates the persistence of these beds into the Lower Carnian.

Zusammenfassung

Aus den Schlernplateau-Schichten vom Schlern (westliche Dolomiten) werden erstmals horizontierte Funde von *Rimkinites* sp., *Protrachyceras archelaus* und *Asklepioceras renzi* nov. nom. beschrieben. Damit ist dort die Regoledanus-Zone (Oberladinium) belegt. *Asklepioceras helenae* wird wegen Homonymie als *A. renzi* neu benannt. Aufgrund des Vorkommens von *Myophoria kefersteini kefersteini* im höchsten Teil der Schlernplateau-Schichten reichen diese Schichten noch ins Unterkarnium.

1. Einleitung

Seit Richthofen (1860) am Schlern und auf der Seiser Alm (westliche Dolomiten) das Nebeneinander von Rifffazies des Schlerndolomits und geschichteter Fazies einer lokalen Senke sowie deren innige Verzahnung bekannt gemacht hat, ist dies eines der klassischen Gebiete in den Dolomiten. Eine weitere derartige Faziesverzahnung ist vom Schlernplateau bekannt. Bei den nur dort ausgebildeten, roten Schlernplateau-Schichten (Richthofen 1860) handelt es sich um eine lagunäre Rotkalk-Fa-


Karnium
Ladinium
30m
20m
10m
0m
Schlernplateau-Schichten
Rosetta-Dolomit
Myophoria kefersteini okeni (EICHWALD)
Myophoria kefersteini kefersteini (MÜNSTER)
Rimkinites sp.
Protrachyceras archelaus (LAUBE)
Asklepioceras renzi n. nom.
Proarcestes sp.
Joannites sp.

zies, in der lagenweise oolithische Kalksteine bzw. reichlich Bohnerzknollen auftreten. Vom Ende der Schlernklamm nach Norden bis zum Burgstall (M. Castello) treten die Mergel in den Schlernplateau-Schichten bekanntlich auf eine Entfernung von 1 km zurück, und die Dolomitbänke werden mächtiger, bis sie am Burgstall in den obersten Teil des massigen Schlerndolomits übergehen (RICHTHOFEN 1860: 176). Über Lagerung und Fazies der Schlernplateau-Schichten im gesamten Schlerngebiet berichteten WÖHRMANN & KOKEN (1892: 217–220) und ZITTEL (1899a, b) ausführlich.

Auch wegen ihrer reichen Fauna sind die Schlernplateau-Schichten am Schlern seit langem berühmt. Aufgrund der Ähnlichkeit ihrer Lamellibranchiaten- und Gastropodenfaunen wurden sie mit den in Beckenfazies ausgebildeten „Pachycardientuffen“ der Seiser Alm und mit den „Raibler Schichten“ (heute: Raibl-Gruppe) als altersgleich angesehen (HAUER 1857; WÖHRMANN & KOKEN 1892; KOKEN 1911, 1913; VALDUGA 1962; LEONARDI 1962, 1967). Vor allem wegen des Auftretens von *Myophoria kefersteini* wurden die oben genannten Schichten ins Julium (Unterkarnium) eingestuft. Präzise Altersangaben sind jedoch nur von Ammonoideen zu erwarten. Aus den Schlernplateau-Schichten sind bisher zwei stratigraphisch wichtige Funde bekannt: *Protrachyceras archelaus* (LAUBE) und *Eutomoceras (Discotropites) dieneri* (KOKEN) (siehe S. 4). Etwas häufiger sind die stratigraphisch wenig aussagekräftigen Gattungen *Proarcestes* und *Joannites*, die bereits WÖHRMANN & KOKEN (1892: 209–210) vom Schlern beschrieben haben. Bei Neuaufsammlungen wurden dort anfangs nur letztere Gattungen gefunden (URLICHS & TICHY 2000, Abb. 2), bis dann im Herbst 1999 die im folgenden beschriebenen Funde glückten (Abb. 1).

Dank

Die Sammelgenehmigungen für den Nationalpark Schlern-Seiser Alm erteilte Dr. E. Brutti (Bozen). Dr. C. Heunisch (Hannover) bestimmte die Palynomorphen aus der Raibl-Gruppe. Material liehen aus: L. Keim (Innsbruck), Dr. A. Liebau (Tübingen) und Dr. H. Summesberger (Naturhist. Museum Wien). Diskussionen und Hinweise verdanken wir Prof. Dr. H. Rieber (Zürich), Prof. Dr. L. Krystyn (Wien) und Dr. G. Bloos (Stuttgart). Die Präparation führte A. Lehmkuhl (Stuttgart) aus. Die Fotos fertigte H. Lumpe (Stuttgart) an. Für diese Hilfen bedanken wir uns herzlich.

Abb. 1. Die Schlernplateau-Schichten am Schlern (Dolomiten) mit dem Vorkommen der Ammonoideen (links: Maultierrücken, nach LEONARDI 1962, rechts: Ende der Schlernklamm, nach URLICHS & TICHY 2000, Abb. 2).

2. Beschreibung

Superfamilie Ceratitaceae MOJSISOVICS 1879
Familie Carnitidae ARTHABER 1911

Gattung *Rimkinites* MOJSISOVICS 1902

Rimkinites sp.
Abb. 4

Material. – Ein Exemplar aus den Schlernplateau-Schichten, aus dem Mergel 1,2 m über der obersten, mächtigen Kalksteinbank vom Maultierrücken/Schlern, genau westlich Petz-Gipfel. SMNS Nr. 75259.

Beschreibung. – Die für diese Gattung typischen sichelförmigen Rippen und die tricarinate Ventralseite sind gut erkennbar. Die Rippen sind flach wellblechartig und haben vom Nabelrand bis zur Flankenmitte einen gerade verlaufenden, stark proversen Rippenstiel. Sie spalten zwischen dem Nabelrand und der Flankenmitte auf. Der Nabel ist sehr eng mit senkrecht stehender Nabelwand und knapp gerundetem Nabelrand. Die Sutur ist subammonitisch mit flachen Loben.

Bemerkungen. – Das vorliegende Exemplar ist wegen bruchstückhafter Erhaltung artlich nicht bestimmbar. Die Typusart *Rimkinites nitiensis* (MOJSISOVICS) hat die gleiche Form der Sichelrippen, sie stehen jedoch weiter auseinander. Der als *Eutomoceras (Discotropites) dieneri* KOKEN (1913: 24–25, Taf. 3, Fig. 2.) beschriebene *Rimkinites* (mündl. Mitt. L. KRYSTYN) hat stärker geschwungene Sichelrippen als der Neufund. Ob KOKENS Abbildung naturgetreu ist und sich somit vom vorliegenden Exemplar unterscheidet, kann nicht überprüft werden, da das Original im Institut für Geologie und Paläontologie Tübingen nicht auffindbar war. Das Original zu KOKEN (1913) ist kleiner als der bruchstückhaft erhaltene Neufund. Eventuell verändert sich die Rippenform im Verlauf der Ontogenie von stark zu schwach sichelförmig.

Vorkommen: Regoledanus-Zone/Oberladinium (= Regoledanus-Subzone bei MIETTO & MANFRIN 1995b).

Superfamilie Clydonitaceae MOJSISOVICS 1879
Familie Trachyceratidae HAUG 1894

Gattung *Protrachyceras* MOJSISOVICS 1902

Protrachyceras archelaus (LAUBE)
Abb. 2–3

Synonymie: Siehe DIENER (1915: 290, 368) und KUTASSY (1932: 685–686).
Nennungen und Beschreibungen dieser Art vom Schlern:

v 1900 *Trachyceras Archelaus.* – KOKEN, S. 194.
v 1901 *Protrachyceras* cf. *Aspasia* v. MOJS. (?). – DIENER S. 34.
v 1903 *Trachyceras Archelaus* LBE. mut. (*Protrachyceras*). – FRECH, Taf. 9, Fig. 5, Abb. 2a–b und S. 41–42 [in der Beschreibung von *Trachyceras (Protrachyceras)* cf. *Aspasia* MOJS.].
1911 *Trachyceras Archelaus.* – KOKEN, S. 572.
v 1913 *Protrachyceras Archelaus* LBE. – KOKEN, S. 15.
v 1958 *Protrachyceras archelaus* LBE. – ROSENBERG, S. 303.
1974 *Protrachyceras archelaus.* – KRYSTYN & GRUBER, S. 282.
1977 *Protrachyceras archelaus.* – URLICHS, S. 19.

Syntypen: Da LAUBE (1869: 75) neben dem abgebildeten Exemplar aus den Wengener Schichten von Agordo noch weitere von Kaltwasser bei Raibl aufgeführt hat, handelt es sich bei dem Original zu LAUBE (1869, Taf. 40, Fig. 1) lediglich um einen Syntypus.

Material: Ein Exemplar aus den Schlernplateau-Schichten, aus dem Mergel 1,2 m über der obersten, mächtigen Kalksteinbank vom Maultierrücken/Schlern, genau westlich des Petz-Gipfels. SMNS Inv. 75257 und die Originale zu FRECH (1903): IGPT ohne Nr. sowie ROSENBERG (1958): NHM Wien.

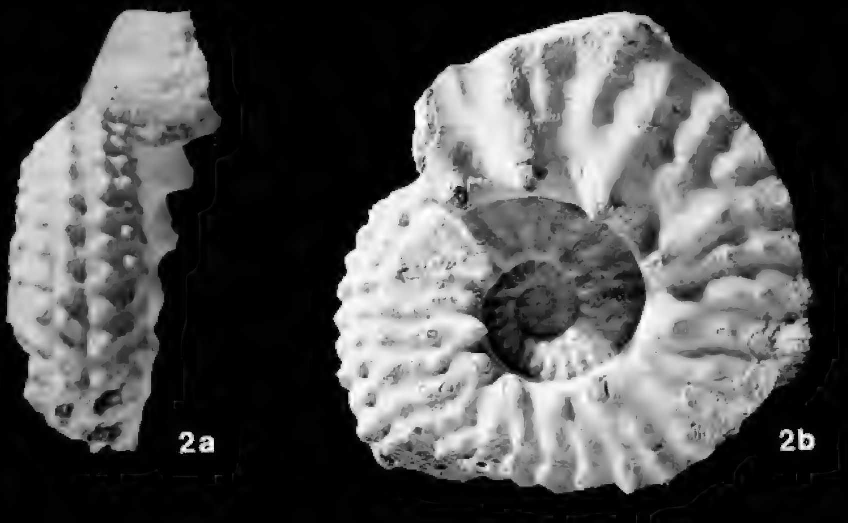
Beschreibung. – Fundniveau der Altfunde: Als einziger gab BRANDNER (1991, Abb. 4) das Fundniveau an, und zwar die oberste, dicke Kalksteinbank der Schlernplateau-Schichten. Bei dieser Bank handelt es sich um einen dichten, weißen, oolithischen Kalkstein, der wegen seiner hellen Farbe nicht als Fundhorizont in Frage kommt. Darüber folgen eine rostrote, fleckige Kalkbank und ein violettroter Mergel. Die alten Stücke in verschiedenen Sammlungen stammen, nach der roten Erhaltung zu urteilen, vermutlich wie auch die Neufunde aus den Mergeln und Kalksteinen etwa 1–2 m über der obersten mächtigen Kalksteinbank. Aus tieferen Schichten können die Altfunde schwerlich sein, da die Fauna von dort im Gegensatz zu den Altfunden stark angelöste Schalenoberflächen aufweist.

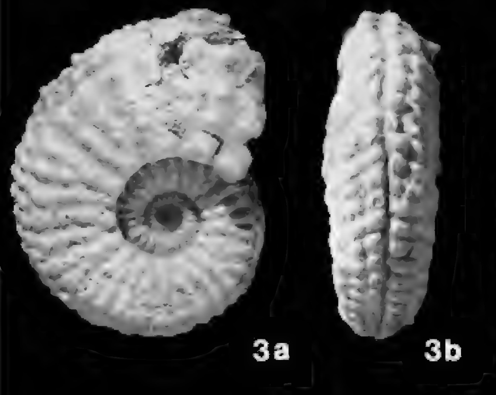
Neufund: Auf dem Maultierrücken (genau westlich des Petz-Gipfels = M. Pez) wurde an der Schlernklamm ein Exemplar aus der Mitte des Mergels, 1,2 m über der obersten, dicken Kalksteinbank, geborgen (Profil Abb. 1 und LEONARDI 1962, Taf. 19 und 1967: 330; URLICHS & TICHY 2000, Abb. 2).

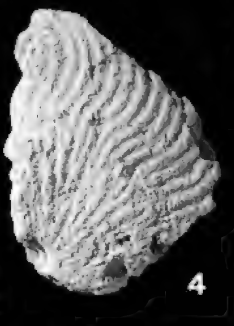
Auf der einen Flanke sind nur die innersten Windungen, auf der anderen dagegen die Innenwindungen vollständig überliefert. Zusätzlich war von einer weiteren Windung die senkrecht stehende Nabelwand erhalten. Sie wurde bei der Präparation entfernt, da sie für die Untersuchung und die fotografische Aufnahme störte. Auf der gut erhaltenen Flanke sind 5 Spiralknotenreihen und auf der Ventralseite, neben der Furche, eine weitere Knotenreihe vorhanden. Der Querschnitt ist rundbogenförmig. Stärke und Abstand der Rippen nehmen im Verlauf der Ontogenie deutlich zu. Auch bei den Belegexemplaren zu KOKEN (1900; 1913), FRECH (1903) und ROSENBERG (1958) vom Schlern nimmt die Rippenstärke im Verlauf der Ontogenie zu. Sie gehören deshalb zur gleichen Art wie der Neufund. Die Skulptur ist bei den vorliegenden Schalenexemplaren besonders kräftig ausgebildet. Die Dornen am Umbilikalrand sind hohl und mit einem Querboden versehen. Bei Steinkern-Exemplaren von anderen Fundpunkten sind sie nur als kräftige, runde Knoten entwickelt. Berücksichtigt man die kräftigere Skulptur aufgrund der Schalenerhaltung, dann ist eine gute Übereinstimmung mit dem von LAUBE (1869, Taf. 40, Fig. 1) und MOJSISOVICS (1882, Taf. 16, Fig. 2) abgebildeten Syntypus vorhanden, was Dornenanzahl, Rippen- und Gehäuseform anbetrifft. Die Rippen spalten bei den Exemplaren vom Schlern wie bei dem Syntypus-Exemplar normalerweise an einem kräftigen, hohlen Dorn am Nabelrand. Manchmal fehlt dieser Dorn, die Rippen spalten dann etwas höher auf der Flanke.

Bemerkung. – Der von DIENER (1901) und FRECH (1903) beschriebene bzw. abgebildete, kleine Phragmokon vom Schlern (Abb. 3) besitzt schwächere und dichter stehende Rippen als der große, von LAUBE (1869) abgebildete Syntypus. Stärke und Abstand der Rippen nehmen bei *P. archelaus* im Verlauf der Ontogenie zu, wie bei vorliegendem Neufund zu erkennen ist. Die Unterscheidung verschiedener Varietäten mit dichter bis grober Berippung ist damit hinfällig.

Beziehungen. – Die grob berippte, evolute Varietät von *Protrachyceras sikania-*







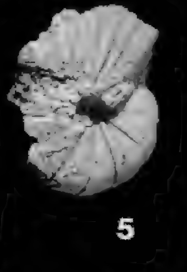


Abb. 2. *Protrachyceras archelaus* (Laube); a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. Obere Schlernplateau-Schichten (Regoledanus-Zone/Oberladinium); Maultierrücken/Schlern (Dolomiten). SMNS Nr. 75257. – x 1.

Abb. 3. *Protrachyceras archelaus* (Laube), Original zu Frech (1903) und Koken (1900, 1911, 1913); a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. Schlernplateau-Schichten (Regoledanus-Zone/Oberladinium); Schlern (Dolomiten). IGPT ohne Nr. – x 1.

Abb. 4. *Rimkinites* sp.; Lateralansicht. Obere Schlernplateau-Schichten (Regoledanus-Zone/Oberladinium); Maultierrücken/Schlern (Dolomiten). SMNS Nr. 75259. – x 1.

Abb. 5. *Asklepioceras renzi* nov. nom.; Lateralansicht. Obere Schlernplateau-Schichten (Regoledanus-Zone/Oberladinium); Maultierrücken/Schlern (Dolomiten). SMNS Nr. 75258. – x 1.

num TOZER ist der vorliegenden Art sehr ähnlich, wie TOZER (1994: 146) bereits feststellte.

Vorkommen: Neumayri- und Regoledanus-Zone/Oberladinium (= Subzonen bei MIETTO & MANFRIN 1995b).

Familie Arpatitidae HAUG 1900

Gattung *Asklepioceras* RENZ 1910

Asklepioceras renzi nov. nom.

Abb. 5

Synonymie: Siehe DIENER (1915: 56, 362)

Name: *Arpadites (Asklepioceras) helenae* RENZ (1910) ist ein Homonym zu *Arpadites helenae* MOJSISOVICS (1882). Deshalb wird *Arpadites (Asklepioceras) helenae* als *Asklepioceras renzi* neu benannt.

Material: Ein Schalenexemplar aus dem Mergel 1,2 m über der obersten mächtigen Kalksteinbank der Schlernplateau-Schichten auf dem Maultierrücken/Schlern, genau westlich des Petz-Gipfels. SMNS Nr. 75258.

Beschreibung. – Bei dem 2,5 cm großen Schalenexemplar vom Schlern ist auf der letzten Windung ein deutlicher, plötzlicher Skulpturwechsel zu beobachten. Bis Dreiviertel der letzten Windung stehen 9 proverse Einschnürungen weit auseinander, auf dem letzten Viertel 9 Einschnürungen sehr dicht beieinander. Die Nabelwand steht senkrecht, der Nabel ist eng.

Bemerkung. – Unter vorliegender Art sind Exemplare mit weit auseinanderstehenden Einschnürungen bis zum Wohnkammerende und solche, bei denen die Einschnürungen mit zunehmender Größe immer dichter stehen, zusammengefaßt. Ob es sich hier möglicherweise um zwei Arten handelt, kann anhand des vorliegenden Einzelexemplars nicht entschieden werden.

Vorkommen: Regoledanus-Zone/Oberladinium (= Subzone bei MIETTO & MANFRIN 1995b).

3. Altersstellung der Schlernplateau-Schichten

Über die Altersstellung der roten „Raibler Schichten" (seit RICHTHOFEN 1860: Schlernplateau-Schichten) am Schlern äußerte sich HAUER (1857: 539) als erster folgendermaßen: „Eine Schichte, die durch ihre organischen Einschlüsse den Raibler Schichten nahe steht, ... ist der röthliche Kalkstein des Schlern." WÖHRMANN & KOKEN (1892: 220) präzisierten diese Angabe: „Aus der Fauna geht hervor, dass die rothen Raibler Schichten ... einen tieferen Horizont einnehmen, der dem oberen Theil der Cardita-Schichten in den Nordalpen und den Lagern mit *Myophoria Kefersteini* bei Raibl äquivalent wäre". Dieser Einstufung schloß sich FRECH (1903: 42, Taf. 9, Fig. 5, Abb. 2a–b) mit der Ergänzung „Untere Raibler (Schlernplateau-) Schichten" an. Nach KOKEN (1911: 572; 1913: 16) „handelt es sich um eine karnische Fauna." Auch VALDUGA (1962) und LEONARDI (1962, 1967) hielten die Fauna der Schlernplateau-Schichten wegen der Ähnlichkeit der Mollusken mit denen der „Raibler Schichten" (heute: Raibl-Gruppe) für zeitgleich und bezeichneten deshalb die Fundschichten dementsprechend.

Über den Schlernplateau-Schichten folgt am Schlern eine etwa 20 m mächtige Serie der Raibl-Gruppe, die aus dunkelgrauen, Pflanzenreste sowie Pyrit führenden Mergeln und Rauhwacken besteht. Diese Schichten sind auf der Schlern-Alm am Weg zur Roterdspitze aufgeschlossen und enthalten dort schlecht erhaltene Palynomorphen, die ein oberladinisches bis unterkarnisches Alter anzeigen (briefl. Mitt. C. Heunisch).

Präzise Altersangaben für die Schlernplateau-Schichten sind nur durch Ammonoideen zu erwarten. Stratigraphisch bedeutend sind in erster Linie die Funde von *Protrachyceras archelaus* (Laube), die mehrmals beschrieben und diskutiert wurden (siehe S. 4). Frech (1903: 42) nahm an, daß „*Tr. Archelaus* sogar bis an die Basis der Raibler Schichten (Schlernplateau)“ vorkommt. Diese Ansicht bekräftigt Koken (1911: 572 und 1900: 194): „Ich habe selbst das Hinaufreichen des *Trachyceras Archelaus* in die Raibler Schichten des Schlerns nachgewiesen.“ Mit den „Raibler Schichten“ sind hier die Schlernplateau-Schichten an der Schlernklamm gemeint. Von früheren Autoren wurde die Fauna aus dieser Formation aufgrund der Zusammensetzung der Molluskenfauna ins Unterkarnium eingestuft (siehe S. 3). Daraus wurde gefolgert, daß *Protrachyceras archelaus* noch ins Unterkarnium reicht. Nach neueren Untersuchungen ist diese Art jedoch auf die Neumayri- und Regoledanus-Zone (Oberladinium) beschränkt (Mietto & Manfrin 1995a, b).

Koken (1913, Taf. 3, Fig. 2) bildete von der Schlernklamm außerdem das *Eutomoceras (Discotropites) dieneri* (Koken) ab. *Discotropites* tritt im Julium (höheres Unterkarnium) auf. Das Vorkommen am Schlern war für Krystyn & Gruber (1974) der Anlaß anzunehmen, die Schlernplateau-Schichten reichten noch bis in das Julium. Bei dem von Koken (1913) abgebildeten Exemplar handelt es sich jedoch um einen *Rimkinites* (mündl. Mitt. L. Krystyn), der ebenfalls in der Regoledanus-Zone (Oberladinium) auftritt.

Mit den horizontierten Funden von *Rimkinites* sp., *Protrachyceras archelaus* (Laube) und *Asklepioceras renzi* nov. nom. aus den Schlernplateau-Schichten der Schlernklamm (Abb. 1) wird die Regoledanus-Zone (Regoledanus-Subzone bei Mietto & Manfrin 1995b) nachgewiesen. In der gleichen Schicht tritt *Myophoria kefersteini okeni* (Eichwald) auf. Somit ist deren Vorkommen im obersten Ladinium gesichert. Diese Unterart ist ebenfalls im Oberladinium der Seiser Alm bekannt (Urlichs 1977), und zwar in den „Pachycardientuffen“ vom Frommerbach (früher: „Frombach“) in der nächst älteren Zone, der Neumayri-Zone (Mietto & Manfrin 1995a, Tab. 1). In den Schlernplateau-Schichten an der Schlernklamm ist über der Stammunterart *M. kefersteini okeni* (Eichwald) in den obersten 8 Metern die daraus hervorgegangene Tochterunterart *M. kefersteini kefersteini* (Münster) nachgewiesen (Urlichs & Tichy 2000). Das wesentliche Merkmal dieser Reihe ist die allmähliche Zunahme der Anzahl radialer Rippen am Vorderrand der rechten Klappe im Verlauf der Evolution. *Myophoria kefersteini okeni* ist am rechten vorderen Wirbel entweder glatt oder hat eine kurze, radial verlaufende Rippe. *M. kefersteini kefersteini* hat dagegen mindestens eine bis zum Klappenrand verlaufende Rippe, meistens zwei bis fünf Rippen. Im Übergangsbereich zwischen den beiden Unterarten kommen selten auch Exemplare vor, die zwei kurze, nur am Wirbel ausgebildete Rippen aufweisen. Sie wurden noch zu *M. kefersteini okeni* gestellt.

M. kefersteini ist von Raibl/Karnische Alpen aus der Rio-del-Lago-Formation (Raibl-Gruppe, Aon-Zone/Unterkarnium) bekannt (Lieberman 1979). Sie wurde auch aus der Raibl-Gruppe der Dolomiten aufgeführt, und zwar vom Crespina-Joch/Gardenazza und vom Piz Chiavazzes/Sella (Reithofer 1928a, b). Dort wird die Raibl-Gruppe von unterkarnischem Cassianer Dolomit unterlagert. Bei dem von diesen beiden Fundorten und von Raibl vorliegenden Material handelt es sich um *M. kefersteini kefersteini*. Somit tritt letztere Unterart im Unterkarnium auf. Damit ist die morphogenetische Entwicklungsreihe *Myophoria kefersteini okeni – M. kefersteini kefersteini* stratigraphisch eingestuft. Da letztere Unterart auch in den obersten 8 Metern der Schlernplateau-Schichten am Schlern nachgewiesen ist, reichen die Schlernplateau-Schichten noch ins Unterkarnium.

Diese Entwicklungsreihe ist für die Korrelation der alpinen mit der Germanischen Mitteltrias besonders wichtig. Bei dem altbekannten Vorkommen von *Myophoria kefersteini* in der Bleiglanzbank (unterer Gipskeuper) handelt es sich um die im Oberladinium vorkommende *Myophoria kefersteini okeni* (Eichwald) (siehe Urlichs & Tichy 2000). Damit wird die schon früher erfolgte palynologische Einstufung des unteren Gipskeupers ins Oberladinium bestätigt.

4. Literatur

Brandner, R. (1991): Geological Setting and Stratigraphy of the Schlern-Rosengarten and Seiser Alm Basin. – *In*: Brandner, R., Flügel, E., Koch, R. & Yose, L. A.: The Northern Margin of the Schlern/Sciliar-Rosengarten/Catanaccio Platform. – Dolomieu Conference on Carbonate Platforms and Dolomitization, S. 4–16, 7 Abb.; St. Ulrich/Grödental.

Diener, C. (1901): Mittheilungen über einige Cephalopodensuiten aus der Trias der Südalpen. – N. Jb. Miner. Geol. Paläont., **1901/2**: 23–26, Taf. 1; Stuttgart.

– (1915): Cephalopoda triadica. – Fossilium Catalogus. 1. Animalia, pars 8: 1–369; Berlin (Junk).

Frech, F. (1903): Neue Cephalopoden aus den Buchensteiner, Wengener und Raibler Schichten des südlichen Bakony. – Result. wiss. Erforsch. Balatonsee, **1**, 1. Teil, paläontol. Anh. **3/4**: 1–73, 11 Taf., 20 Abb.; Budapest.

Hauer, F. von (1857): Ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Raibler Schichten. – Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl., **14**: 538–566; Taf. 1–6; Wien.

Koken, E. (1900): Über triassische Versteinerungen aus China. – N. Jb. Miner. Geol. Paläont., **1900/1**: 186–215, Taf. 9–10, 3 Abb.; Stuttgart.

– (1911): Zur Geologie Südtirols. I. – Cbl. Miner. Geol. Paläont., **1911**: 561–572, 4 Abb.; Stuttgart.

– (1913): Beiträge zur Kenntnis der Schichten von Heiligkreuz (Abteital, Südtirol). – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **16/4**: 1–43, 6 Taf.; Wien.

Krystyn, L. & Gruber, B. (1974): *Daonella lommeli* (Wissmann) im Hallstätter Kalk der Nördlichen Kalkalpen (Österreich). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1974**: 279–286, 2 Abb.; Stuttgart.

Kutassy, A. (1932): Cephalopoda triadica II. – Fossilium Catalogus. 1. Animalia, pars 56: 371–832; Berlin (Junk).

Laube, G. C. (1865, 1866, 1869): Die Fauna der Schichten von St. Cassian. 1. Abtheilung. Spongitarien, Corallen, Echiniden und Crinoiden. 2. Abtheilung. Brachiopoden und Bivalven. 3.–4. Abtheilung. Gastropoden. 1.–2. Hälfte. 5. Abtheilung. Cephalopoden – Schluss. – Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., **24**: 1–76, 10 Taf.; **25**: 1–76, Taf. 11–20; **28**: 29–94, Taf. 21–28; **30**: 1–106, Taf. 29–43; Wien.

Leonardi, P. (1962): Il gruppo dello Sciliar. E scogliere coralligene dolomitiche. – Annali Univ. Ferrara, N. S., Sez. IX, **3** suppl.: 1–82, 16+3 Taf.; Ferrara.

– (1967): Le Dolomiti. Geologia dei monti tra Isarco e Piave. – 2 Bde.: 1019 S., 74 Taf., 517 Abb.; Trento (Consiglio nazionale delle richerche).

Lieberman, H. M. (1979): Die Bivalven- und Ostracodenfauna von Raibl und ihr stratigraphischer Wert. – Verh. geol. Bundesanst., **1979**: 85–131, Taf. 1–7, 3 Abb.; Wien.

Mietto, P. & Manfrin, S. (1995): La successione delle faune ad ammonoidi al limite Ladinico-Carnico (Sudalpino, Italia). – Annali Univ. Ferrara, Sci. Terra, **5** suppl.: 13–35, 2 Taf., 9 Abb., 10 Tab.; Ferrara. – [1995a]

– (1995): A high resolution Middle Triassic ammonoid standard scale in the Tethys Realm. A preliminary report. – Bull. Soc. géol. France, **166**: 539–563, 5 Taf.; 5 Abb.; Paris. – [1995b]

Mojsisovics, E. von (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Trias. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., **10**: 1–320, Taf. 1–94; Wien.

Reithofer, O. (1928): Geologie der Puezgruppe (Südtiroler Dolomiten). – Jb. geol. Bundesanst., **78**: 257–326, 8 Abb., 1 geol. Karte, 1 Profiltaf.; Wien – [1928a]

– (1928): Geologie der Sellagruppe (Südtiroler Dolomiten). – Jb. geol. Bundesanst., **78**: 529–580, Taf. 11–12, 13 Abb.; Wien. – [1928b]

Renz, K. (1910): Die mesozoischen Faunen Griechenlands. 1. Teil: Die triadischen Faunen der Argolis. – Palaeontographica, **58**: 1–104, 7 Taf., 15 Abb.; Stuttgart.

Richthofen, F. von (1860): Geognostische Beschreibung der Umgebung von Predazzo, Sanct Cassian und der Seiser Alpe in Süd-Tyrol. – 327 S., 5 Taf.; Gotha (Perthes).

Rosenberg, G. (1958): 50 Jahre nach Mojsisovics. – Mitt. geol. Ges. Wien, **50**: 293–314; Wien.

Tozer, E. T. (1994): Canadian Triassic ammonoid faunas. – Geol. Survey Canada, Bull., **467**: 1–663, 148 Taf., 120 Abb.; Ottawa.

Urlichs, M. (1977): Zur Altersstellung der Pachycardientuffe und der Unteren Cassianer Schichten in den Dolomiten (Italien). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **17**: 15–25, 1 Taf., 2 Abb.; München.

Urlichs, M. & Tichy, G. (2000): Correlation of the Bleiglanzbank (Gipskeuper, Grabfeld Formation) of Germany with Upper Ladinian beds of the Dolomites (Italy). – *In*: Bachmann, G. H. & Lerche, I. (Hrsg.): The Epicontinental Triassic. International Symposium. – Zbl. Geol. Paläont., **1998**/9–10: 997–1007, 3 Abb.; Stuttgart.

Valduga, A. (1962): Osservazioni stratigrafico-paleontologiche sui rapporti fra la seria Raibliana dello Sciliar e i „Tufi a Pachicardie“ dell’Alpe di Suisi. – Atti Istit. Veneto Sci. lett. arti, Cl. Sci. mat.-natur., **120**: 165–189, 4 Taf., 3 Abb.; Venezia.

Wöhrmann, S. von & Koken, E. (1892): Die Fauna der Raibler Schichten vom Schlernplateau. – Z. Deutsch. geol. Ges., **54**: 167–223, Taf. 6–16; Berlin.

Zittel, K. A. von (1899): Wengener, St. Cassianer- und Raibler-Schichten auf der Seiser Alp in Tirol. – Sitz.-Ber. k. Bayer. Akad. Wiss, math.-phys. Cl., **29**/3: 341–361; München. – [1899a]

– (1899): Über die Entwicklung der Wengener, St. Cassianer und Raibler Schichten auf der Seiser Alp in Tirol. – Z. Deutsch. geol. Ges., Verh., **51**: 102–113; Berlin. – [1899b]

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. M. Urlichs, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1,
D-70191 Stuttgart.
E-mail: urlichs@gmx.de

Prof. Dr. G. Tichy, Institut für Geowissenschaften, Hellbrunner Str. 34, A-5020 Salzburg.
E-mail: gottfried.tichy@sbg.ac.at

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 298	159 pp., 44 figs., 1 tab.	Stuttgart, 29. 12. 2000

The Ichthyosauria

By Michael W. Maisch and Andreas T. Matzke, Tübingen

With 44 figures and 1 table

Abstract

The phylogeny of the Ichthyosauria is investigated on the basis of 128 characters of the cranial and postcranial anatomy. Previous attempts are discussed and, as far as considered appropriate, their results are included in the analysis. Ichthyosaur taxonomy on the suprageneric, generic and specific level is discussed.

The following new suprageneric taxa are introduced: Hueneosauria taxon nov. and Toretocnemidae fam. nov. The following new genera and species are erected: *Phantomosaurus* gen. nov. for "*Shastasaurus*" *neubigi*, *Callawayia* gen. nov. for "*Shastasaurus*" *neoscapularis*, and *Rotundopteryx hulkei* gen. et sp. nov. for postcranial material previously ascribed to the omphalosaurid *Pessopteryx nisseri*. An overview of all valid genera and species of ichthyosaurs, including modern diagnoses, is presented.

The genera *Himalayasaurus*, *Tibetosaurus*, *Pessosaurus*, *Macropterygius* and *Pachygonosaurus* are dismissed as nomina dubia, the ichthyosaurian status of *Isfjordosaurus* is questioned. The genus *Protoichthyosaurus* is regarded as a junior subjective synonym of *Ichthyosaurus*. *Excalibosaurus* is referred to *Eurhinosaurus*. *Otschevia* is referred to *Brachypterygius*. *Plutoniosaurus* and *Simbirskiasaurus* are referred to *Platypterygius*, and *Paraophthalmosaurus*, *Undorosaurus*, *Yasykovia*, *Khudiakovia* and *Mollesaurus* are referred to *Ophthalmosaurus*. The occurence of the genus *Mikadocephalus*, hitherto exclusively known from the Grenzbitumenzone of Monte San Giorgio, in the Tschermakfjellet Formation of Spitsbergen is demonstrated.

The new phylogeny agrees well with hitherto published versions in general, but differs in many important details. *Thaisaurus*, ignored in previous works, appears to be the most basal ichthyosaur known. The mixosaurids are clearly less derived than the cymbospondylids. *Wimanius* is their sister taxon. The shastasaurids are not monophyletic but form a set of successive outgroups to the Parvipelvia. *Toretocnemus* and *Qianichthyosaurus* form a monophyletic family Toretocnemidae at the base of the Longipinnati. The post-Triassic ichthyosaurs form a very stable monophylum, the Neoichthyosauria Sander, 2000, the temnodontosaurids are the most basal forms of this clade whereas *Suevoleviathan* is the sister-group of the Thunnosauria. *Ichthyosaurus* is less derived than *Stenopterygius*. *Caypullisaurus* and *Ophthalmosaurus* are sister-taxa.

Zusammenfassung

Die Stammesgeschichte der Ichthyosaurier wird aufgrund von 128 Merkmalen des Schädel- und Postcranialskeletts untersucht. Frühere Versuche zum Thema werden diskutiert und deren Ergebnisse, soweit angemessen, in der Analyse mitberücksichtigt. Die Taxiono-

mie der Ichthyosaurier auf der supragenerischen, generischen und spezifischen Ebene wird diskutiert.

Die folgenden neuen supragenerischen Taxa werden eingeführt: Hueneosauria taxon nov. und Toretocnemidae fam. nov. Die folgenden neuen Genera und Spezies werden aufgestellt: *Phantomosaurus* gen. nov. für "*Shastasaurus*" *neubigi*, *Callawayia* gen. nov. für "*Shastasaurus*" *neoscapularis* und *Rotundopteryx hulkei* gen. et sp. nov. für postcraniales Material, das bisher dem Omphalosauriden *Pessopteryx nisseri* zugeordnet wurde. Eine Übersicht aller validen Genera und Spezies der Ichthyosaurier mit modernen Diagnosen wird gegeben.

Die Genera *Himalayasaurus*, *Tibetosaurus*, *Pessosaurus*, *Macropterygius* und *Pachygonosaurus* sind nomina dubia. Der Status von *Isfjordosaurus* als Ichthyosaurier wird in Frage gestellt. Die Gattung *Protoichthyosaurus* wird als jüngeres subjektives Synonym von *Ichthyosaurus* betrachtet, *Excalibosaurus* wird zu *Eurhinosaurus* und *Otschevia* zu *Brachypterygius* verwiesen. *Plutoniosaurus* und *Simbirskiasaurus* werden zu *Platypterygius* gestellt. *Paraophthalmosaurus*, *Undorosaurus*, *Yasykovia*, *Khudiakovia* und *Mollesaurus* werden zu *Ophthalmosaurus* verwiesen. Das Vorkommen von *Mikadocephalus*, bisher ausschliesslich aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio bekannt, wird in der Tschermakfjellet Formation von Spitzbergen nachgewiesen.

Die neue Phylogenie stimmt generell recht gut mit früheren Versuchen überein, unterscheidet sich aber in vielen wesentlichen Details. *Thaisaurus*, von früheren Bearbeitern weitgehend ignoriert, erweist sich als basalster bekannter Ichthyosaurier. Die Mixosauriden sind weit weniger abgeleitet als die Cymbospondyliden. Ihr Schwestertaxon ist *Wimanius*. Die Shastasauriden sind kein Monophylum, sondern repräsentieren eine Reihe von Außengruppen der Parvipelvia. *Toretocnemus* und *Qianichthyosaurus* bilden eine monophyletische Familie Toretocnemidae an der Basis der Longipinnati. Die post-Triassischen Formen gehören einem sehr gut begründeten Monophylum Neoichthyosauria Sander, 2000 an, dessen basalste Familie die Temnodontosauriden sind. *Suevoleviathan* ist die Schwestergruppe der Thunnosauria. *Ichthyosaurus* ist weniger abgeleitet als *Stenopterygius*; *Caypullisaurus* und *Ophthalmosaurus* sind Schwestertaxa.

Preface

Der *Ichthyosaurus*

Es rauscht in den Schachtelhalmen,
verdächtig leuchtet das Meer,
da schwimmt mit Tränen im Auge
ein *Ichthyosaurus* daher.

Ihn jammert der Zeiten Verderbnis,
denn ein sehr bedenklicher Ton
war neuerlich eingerissen
in der Liasformation.

Der *Plesiosaurus*, der Alte,
er jubelt in Saus und Braus,
der *Pterodactylus* selber
flog neulich betrunken nach Haus.

Der *Iguanodon*, der Lümmel,
wird frecher zu jeglicher Frist,
schon hat er am hellen Tage
die Ichthyosaura geküsst.

Mir ahnt eine Weltkatastrophe,
so kann es ja länger nicht gehn;
was soll aus dem Lias noch werden,
wenn solche Dinge geschehn.

So klagt der *Ichthyosaurus*,
da ward es ihm kreidig zumut;
sein letzter Seufzer verhallte
im Qualmen und Zischen der Flut.

Es starb zu derselbigen Stunde
die ganze Saurierei,
sie kamen zu tief in die Kreide,
da war es natürlich vorbei.

Und der uns hat gesungen
dies petrefaktische Lied,
der fand's als fossiles Albumblatt
auf einem Koprolith.

Joseph Viktor von Scheffel, 1856

Contents

1. Introduction 3
2. Previous work 4
3. Methods and material 6
4. Character discussion 8
  4.1. Characters of MOTANI (1999b) excluded from the analysis 8
  4.2. Characters of the skull 11
  4.3. Characters of the axial skeleton 35
  4.4. Characters of the shoulder girdle and forelimb 42
  4.5. Characters of the pelvic girdle and hindlimb 52
  4.6. Main autapomorphies of the Ichthyosauria 58
5. The genera of ichthyosaurs 59
  5.1. The valid genera of ichthyosaurs 61
  5.2. Invalid ichthyosaur genera currently still in use 84
6. Results of the phylogenetic analysis 93
7. Acknowledgements 101
8. References 101
Figures 111
Table 1: Data matrix 155

1. Introduction

The ichthyosaurs, a major group of superficially fish- or dolphin-like secondarily aquatic amniotes of the Mesozoic, are known from a wealth of well-preserved material from the Lower Triassic to the early Upper Cretaceous (Cenomanian), including numerous virtually complete skeletons, some with soft tissue preservation or the remains of embryos in the body cavities of pregnant females. Isolated bones and even some skeletons have been known to paleontologists since the 18th century and the first more complete remains were described and figured at the beginning of the 19th century.

The Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS) holds one of the world's largest collections of ichthyosaur specimens, including numerous holotypes and uniquely well-preserved skeletons, particularly from the Middle Triassic and Lower Jurassic of southern Germany, but also from other parts of the world. This study was therefore initiated by our work in the Stuttgart collection as well as in the nearby Tübingen collection (GPIT), which is the second largest in Germany. The data obtained there were then complemented by personal studies of numerous ichthyosaur specimens in the collections of other institutions and – in a few cases – by the literature.

From very early in the history of research on the ichthyosaurs it has been clear that they form a particular "order" of fossil tetrapods, not easily comparable even to other secondarily aquatic "reptiles", like the sauropterygians, and that their mixture of apparently primitive and highly derived characters makes it hard to place them into existing classifications. Influenced by religious belief, but also by accurate anatomical observation, 19th century English author Thomas HAWKINS (1840) even went so far as to erect a new Regnum for the ichthyosaurs (and plesiosaurs as well), which he called the "Gedolim Taninim".

Because of the puzzling problem of the position of ichthyosaurs within vertebrates, the interest of phylogenetically oriented workers mainly focussed on the origin of the group, and numerous papers have been written, proposing numerous amniote and non-amniote groups as possible ichthyosaur ancestors. The most recent contributions to this discussion are those by MAISCH (1997a, 1998b) and MOTANI et al. (1998). Whereas MAISCH advocated a non-diapsid and probably parareptilian origin of ichthyosaurs, based on several important characters of the cranial skeleton which seem to contradict a close relationship between ichthyosaurs and diapsids, MOTANI et al. (1998) performed a much more inclusive cladistic analysis which resulted in ichthyosaurs being classified as a primitive diapsid group within the Neodiapsida.

The purpose of this paper is not to enter into this long-standing discussion, but to propose a robust in-group phylogeny for the Ichthyosauria. The goal of this excercise is twofold: first, we want to set up a workable framework of ichthyosaurian interrelationships which can be used as a reliable basis for further investigations on these animals, e. g. on their palaeobiogeography, functional morphology or the evolution of particular anatomical structures. Second, we want to clearly establish character polarity in ichthyosaurs and thus open the way for a detailed reconstruction of the ichthyosaurian grundplan, which is certainly needed before any further meaningful research on the origin of ichthyosaurs can be carried out.

2. Previous work

Ichthyosaur in-group phylogeny has, so far, received little attention. The first published explicitly phylogenetic systematic attempt, using common derived characters (synapomorphies) to indicate relationships was made by MAZIN (1982). Unfortunately MAZIN's phylogeny was to a large extent based on only one complex of the skeleton, namely the forefins and more explicitly so the meta-and autopodial parts (number of fingers and the like). This is a result of the long-standing tradition, going back to LYDEKKER (1889), KIPRIJANOFF (1881) and VON HUENE (1922), who divided the ichthyosaurs into two subgroups, one with a normal or supernormal number of digits in the forefin, of which two articulated with the intermedium of the proximal tarsal row (Latipinnati VON HUENE, 1948), and one with a usually subnormal number of digits, of which only one articulated with the intermedium (Longipinnati VON HUENE, 1948). This simple subdivision has been used right into the 1970ies (MCGOWAN 1972b, 1974a, b) and even today is still found in some works, although, particularly after the studies of MCGOWAN (1976) and APPLEBY (1979) it has become clear and generally accepted that this simple typological and quite artificial classification scheme does not reflect natural relationships within Ichthyosauria.

GODEFROIT (1993a, 1994) was the first to question MAZIN's phylogeny (which was repeated, rather uncritically, by RIESS 1986) by introducing characters of other parts of the skeleton, in this case the skull and pelvic girdle, to resolve the three-taxon-statement *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* and *Ophthalmosaurus*. It was important that he could show that, despite apparently closer resemblances in forefin morphology between *Ichthyosaurus* and *Ophthalmosaurus*, overall information supported a sister-group relationship between *Ophthalmosaurus* and *Stenopterygius*. This analysis was somewhat extended and the results corroborated by FERNÁNDEZ (1999).

DAL SASSO & PINNA (1996) published a data matrix and phylogenetic analysis of the large-growing Middle to Upper Triassic ichthyosaurs usually grouped as Shastasauridae. It must be noted that this analysis is mainly the result of the late J. M. CALLAWAY's Ph. D. Thesis which, unfortunately, remained unpublished. The main shortcoming of this analysis is, that, except *Grippia longirostris*, it did not take any of the more plesiomorphic Triassic and particularly none of the post-Triassic ichthyosaurs into account, but only "shastasaurs", including several very ill-known taxa, such as *Pessosaurus polaris* HULKE, 1873, a taxon recently regarded as a nomen dubium by SANDER & FABER (1998). The outcome therefore, of course, had to be a monophyletic Shastasauridae. Classification done by DAL SASSO & PINNA (1996) is not in accordance with phylogenetic taxonomy. The subfamily Cymbospondylinae which they propose for *Himalaysaurus*, *Shonisaurus* and *Cymbospondylus* is paraphyletic in their cladogram.

A more inclusive attempt to resolve ichthyosaur in-group phylogeny was published by MAISCH & MATZKE (1997a) in the course of the description of the newly discovered genus *Mikadocephalus*. This data matrix contained some uninformative (autapomorphous) characters (in order to establish the monophyly of the terminal generic taxa) and two have turned out to be non-independent (MOTANI 1999b). The codings for *Mixosaurus* have in part turned out to be incorrect because of the then very limited knowledge of the genus. Nevertheless, the resulting phylogeny was the first to be based largely on characters of the cranial skeleton and to include both Triassic and post-Triassic, well-known ichthyosaurs. The Jurassic ichthyosaurs were demonstrated to be a robust monophylum, with the included Triassic taxa *Mikadocephalus*, *Cymbospondylus* and *Mixosaurus* as successive sister groups. Within Jurassic forms the old longipinnate-latipinnate orthodoxy was completely abandoned and the arch-longipinnate genus *Temnodontosaurus* was shown to be the most plesiomorphic post-Triassic ichthyosaur, whereas, corroborating GODEFROIT's (1993a, 1994) results, the longipinnate *Stenopterygius* and the latipinnates *Ophthalmosaurus icenicus* and *Ophthalmosaurus natans* were grouped in one family.

A small analysis of the relationships of post-Triassic ichthyosaurs was done by MAISCH (1998a), but it relied on a very small set of characters (some of which were again uninformative) insufficient to resolve the phylogeny completely. The most important results were that, again, *Temnodontosaurus* was more primitive than any of the latipinnate forms and that two monophyletic family-group taxa, the Leptonectidae (containing *Leptonectes* and *Eurhinosaurus*) and the Stenopterygiidae (containing *Stenopterygius* and *Ophthalmosaurus*) could be recognized.

MOTANI (1998b) did a small analysis of the relationships of *Utatsusaurus*, *Grippia* and *Mixosaurus* and was able to demonstrate that the latter two are more closely related to each other than either is to *Utatsusaurus*. This analysis suffers from the shortcoming that, again, it is exclusively based on forefin characters, but its results are corroborated by the analyses of more extensive data sets (MOTANI 1999b and this study).

MOTANI (1999b) published a very inclusive phylogenetic analysis of the Ichthyosauria. It was based on a set of 105 characters and included the majority of well-known ichthyosaur taxa. As will be seen, his results are at variance with those presented here in several important points, but there are also a very large number of significant agreements. It should be noted in this context, that the initial phylogenetic studies of us were uninfluenced by those of MOTANI and vice versa. Nevertheless, a significant number of characters have been found to be identical or at least very similar in the two analyses. Several characters of MOTANI (1999b) have been taken from his phylogeny as they were not included in our data matrix before publication of his paper, and we have indicated this in every instance. Several characters of MOTANI (1999b) were found by us to be unsuitable for use in our phylogenetic analysis for different reasons. These are treated in a separate section below and a justification for the exclusion of these characters is given in every case. Some of the codings of characters for individual taxa are also at variance, as expectable, and we have discussed this as well in the character discussion below. By the synthesis of our own newly found characters and those proposed by the previous workers, particularly MOTANI (1999b), we have arrived at a set of 128 characters, of which about 40 are essentially new. This is the most inclusive, and therefore probably the most reliable attempt to resolve ichthyosaur phylogeny carried out so far. By no means can it be regarded as the final word on the question, but it is certainly a major advance towards a robust and fully resolved phylogeny of the Ichthyosauria, the most ancient and most extraordinarily adapted of all marine "reptiles", living or fossil.

3. Methods and material

Characters chosen were not weighted. Reversals and convergencies were treated as equally likely. Character polarity was defined by using the basal terrestrial tetrapods *Limnoscelis*, *Captorhinus* and the early diapsid *Youngina* as outgroups for comparison. The data set was analyzed by implementation of the software package Paup* 4.0b4a for Windows (SWOFFORD 1998). The data were subjected to both a branch and bound and a heuristic search using the options ‚stepwise addition‘ and ‚random search‘ with 10000 replicates. In all cases six most parsimonious trees were obtained which were subjected to a bootstrap analysis with the heuristic search option in effect and with 1000 replicates to evaluate the statistical significance of each clade.

33 ichthyosaur genera were found to be so completely known or showing such important character states that they could be included in the phylogenetic analysis, whereas the others are too incompletely known or described, showing such a small percentage of characters that their inclusion in the analysis would probably be premature and yielding rather insignificant results. The genera chosen, as well as those ichthyosaur genera which were excluded, are all discussed below in the section on "The genera of ichthyosaurs". The majority of taxa was personally investigated by at least one of us, largely based on original material, but in some cases only by the aid of high fidelity casts. The taxa and specimens investigated personally for this study are listed here in stratigraphical order:

Lower Triassic

Utatsusaurus hataii (casts of holotype and additional specimens, courtesy of Dr. R. MOTANI)
Grippia longirostris (casts of holotype – lost in second world war – and additional specimens, courtesy of Dr. R. MOTANI)
Chaohusaurus geishanensis (original material at Nanjing and Beijing, including holotype)
Parvinatator wapitiensis (cast of holotype, courtesy of Dr. E. L. NICHOLLS)
Rotundopteryx hulkei (Original material at Paris)

Middle Triassic

Mixosaurus cornalianus (original material at Zürich, Tübingen, Stuttgart, Berlin, London)
Mixosaurus kuhnschnyderi (original material at Zürich, including holotype)
Phalarodon nordenskioeldii (personal observation of original material at Berkeley, Zürich, Paris)

Contectopalatus atavus (personal observation of specimens in Tübingen, Stuttgart, Ingelfingen, Berlin, including lectotype at Tübingen)
Wimanius odontopalatus (holotype at Tübingen)
Cymbospondylus petrinus (original material at Berkeley)
Cymbospondylus buchseri (material at Zürich, including holotype)
Phantomosaurus gen. nov. *neubigi* (holotype at Munich)
Mikadocephalus gracilirostris (holotype at Tübingen and material at Zürich)

Upper Triassic

Toretocnemus californicus (holotype at Berkeley)
Toretocnemus zitteli (holotype at Berkeley)
Qianichthyosaurus zhoui (privately held specimen)
Shastasaurus alexandrae (material at Berkeley, including holotype and types of *S. osmonti* and *S. altispinus*)
Callawayia gen. nov. *neoscapularis* (cast of holotype, courtesy of Dr. C. McGowan and Dr. R. Motani)
Shonisaurus popularis (material at Berlin in Nevada)
Californosaurus perrini (material at Berkeley, including holotype)

Lower Jurassic

Temnodontosaurus trigonodon (material at Tübingen, Stuttgart, Holzmaden, Dotternhausen, Coburg, Ansbach, Berlin, Munich, Paris, Banz, including holotype at Banz)
Temnodontosaurus platyodon (material at London, Bristol, Tübingen, Stuttgart, Paris)
Stenopterygius quadriscissus (numerous specimens, e. g. in Tübingen and Stuttgart, including lectotype at Tübingen)
Stenopterygius hauffianus (numerous specimens, e. g. Tübingen, Stuttgart, including lectotype at Tübingen)
Stenopterygius longifrons (numerous specimens, e. g. Tübingen, Stuttgart)
Stenopterygius megalorhinus (numerous specimens, e. g. Tübingen, Stuttgart, Berlin, Paris)
Leptonectes tenuirostris (specimens at Tübingen, Berlin)
Leptonectes solei (holotype at Bristol)
Excalibosaurus costini (holotype at Bristol)
Eurhinosaurus longirostris (many specimens at Stuttgart, Tübingen, Holzmaden, Dotternhausen, Munich, Paris, London)
Ichthyosaurus communis (specimens in London, Bristol, Stuttgart, Tübingen, Göttingen, Hannover)
Ichthyosaurus intermedius (specimens at Bristol, Stuttgart)
Ichthyosaurus breviceps (specimen at Tübingen, undescribed)
Ichthyosaurus cf. *I. conybeari* (specimen at Coburg, undescribed)
Suevoleviathan integer (specimens at Tübingen, Stuttgart, Coburg)
Suevoleviathan disinteger (holotype in Stuttgart, specimen in Berlin)

Middle to Upper Jurassic

Aegirosaurus leptospondylus (specimens in Stuttgart and Munich)
Brachypterygius extremus (specimen in Bristol)
Ophthalmosaurus icenicus (specimens in Tübingen, Stuttgart, London, Frankfurt)

Cretaceous

Platypterygius hercynicus (holotype in Halle)
Platypterygius sp. (specimen in Munich)

Of the genera included in the phylogenetic analysis, we had to rely exclusively on the literature only in the cases of *Thaisaurus* (Mazin et al. 1991), *Hudsonelpidia* (McGowan 1991, 1995), *Macgowania* (McGowan 1991, 1996a), and *Caypullisaurus* (Fernández 1997, 1998)

Institutional abbreviations

BMNH – Natural History Museum, London.
GPIT – Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.
SMNS – Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.
PIMUZ – Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich.
ROM – Royal Ontario Museum, Toronto.
TMP – Tyrrell Museum of Paleontology, Drumheller, Alberta.
UCMP – University of California Museum of Paleontology, Berkeley.

4. Character discussion

For the analysis we chose only such characters which show little intraspecific variation in ichthyosaur genera and little individual variation in ichthyosaur species. We also avoided to include characters which are strongly affected by ontogenetic changes although this was not always possible. When relevant ontogenetic changes of characters have been recorded, this is explicitly stated in the character discussions below. We largely did not use proportional characters of the cranial skeleton, as these are variable even within well-established ichthyosaur genera, but we chose to include several proportional characters of the postcranium, which were found to be more constant, probably because they are related to fundamental changes in the pattern of locomotion.

As ichthyosaurs are secondarily aquatic animals and at least the derived members of the group certainly used an axial suboscillatory or even axial oscillatory mode of locomotion, using the well-developed lunate tailfin as means of propulsion (BRAUN & REIF 1985; REIF & WEISHAMPEL 1986; MCGOWAN 1992; LINGHAM-SOLIAR & REIF 1998), many parts of the skeleton, particularly the girdles and limbs, show a large amount of reduction, either in size or complexity of the individual elements. It was therefore impossible to avoid the inclusion of a large amount of characters which may to a certain extent be related to the secondarily aquatic adaptation of ichthyosaurs and are at closer inspection reductional characters. As there is no doubt that the ichthyosaurs are monophyletic, and as it has to be assumed that adaptation to living in the marine environment increased during the phylogeny of the group, this is probably not so much a problem for the assessment of ichthyosaur ingroup phylogeny. It clearly is problematic if one wants to discuss ichthyosaur origins, but this is beyond the scope of the present paper.

4. 1. Characters of MOTANI (1999b) excluded from the analysis

Most of the characters which were introduced by MOTANI (1999b) are also found – at least in a modified form – in our analysis. If formulations of characters were found to be at variance, we usually stuck to our own definitions except in a few cases. A minor number (21) of MOTANI's characters were, however, excluded from the present analysis, because of a variety of reasons. Nine characters (11, 20, 21, 24, 36, 50, 51, 74, and 78 of MOTANI) are useful only if one choses the same outgroup taxa as MOTANI (1999b). They define relationships within these outgroup taxa respectively between them and ichthyosaurs. They have in themselves no bearing on ichthyosaur ingroup phylogeny and exclusion of these characters from our analysis therefore does not alter the results for the ingroup.

Two characters employed by MOTANI were at closer inspection found to be correlated. These are characters 57 (correlated to character 75) and character 98 (correlated to character 96). They are correlated in such a way that the derived state for character 57 always implies the derived state for character 75, and the derived state for character 98 always implies the derived state for character 96. Characters comparable to these have been included in our analyis but only one of each of the correlated group with simplified definition.

One character (33) is an autapomorphy for the ichthyosaur clade here regarded as a single genus *Eurhinosaurus*, and therefore redundant (uninformative) for our analysis. Its exclusion does not change the topology.

Another character (66) was also omitted, as the two alternative derived states are only encountered in one genus each (*Shastasaurus* and *Ichthyosaurus* respectively) and the character is therefore uninformative. Furthermore the character is extremely variable in *Ichthyosaurus* (compare e. g., MCGOWAN 1974b, where the derived state is present in the right, but the plesiomorphic state in the left forefin of the same individual).

Three characters (3, 65, 73) have been found to show considerable variation within genera and even species, and therefore do not meet the criteria for character eligibility enumerated above. Character 3 (presence or absence of maxilla-naris contact) is, according to our observations, coded incorrectly for *Eurhinosaurus* (0 instead of 1) and *Ophthalmosaurus* (1 instead of 0). The character is variable intragenerically within *Suevoleviathan*, and intraspecifically variable in *Stenopterygius quadriscissus.* As this character was originally introduced by ourselves (MAISCH & MATZKE 1997a) we feel even more justified to exclude it from the new analysis. Its inclusion (with the corrections enumerated above) would not change tree topology. Character 65 (anterior notch of radial absent or present) is intragenerically and intraspecifically variable, e. g. in *Stenopterygius.* Its very patchy distribution (cf. codings in MOTANI 1999b) speaks against a high phylogenetic information content, anyway, and its exclusion does not change the topology.

The derived state of character 73 (Manual digits S4–5 present) is autapomorphous for *Suevoleviathian* and convergently shown by some individuals of *Stenopterygius.* It is therefore an individual variation within this latter genus with no phylogenetic information content.

Characters 34 (snout extremely slender) and 54 (humerus relative width) are unfortunately not clearly defined, as it remains unclear what is implied by the terms “extremely slender” and “relative width” and they were therefore also excluded.

Character 5 (absence of nasal-naris contact) was excluded for two reasons. First it is correlated to the presence of a very long processus supranarialis of the premaxilla (MOTANI’s character 1), second it is only unequivocally known in *Cymbospondylus.* Whether the specimen UCIP 27141–27146, interpreted as *Shonisaurus* by MOTANI (1999b) really belongs to that genus is questionable. A different interpretation is favoured by other authors (CALLAWAY & MASSARE 1989; MAISCH 2000), who attribute it to *Shastasaurus.* As this specimen is therefore apparently not unequivocally identifiable at the generic level, the coding for *Shonisaurus* is doubtful and the character is essentially an autapomorphy of *Cymbospondylus* and therefore redundant at the present state of knowledge.

A few characters are more problematic than these, which have been excluded for rather simple reasons. These remaining characters refer to interpretations of certain skeletal structures by MOTANI, which we interpret differently.

Character 13 claims an entrance of the squamosal into the margin of the temporal fenestra in *Utatsusaurus* and *Shastasaurus*. Preservation of the available skull material of *Utatsusaurus* is in our opinion insufficient to be certain about this character. In *Shastasaurus*, as demonstrated elsewhere (MAISCH 2000) the squamosal is clearly separated from the temporal fenestra. The skull reconstruction presented by MOTANI (1999b, figs. 2F, 3F) is incorrect in this point. In his skull reconstruction of *Cymbospondylus petrinus*, MOTANI (1999b, figs. 2C, 3E) shows an enormous contribution of the squamosal to the temporal fenestra, nevertheless *Cymbospondylus* is coded for the derived state in his data matrix. The coding is correct, whereas the reconstruction is wrong in this point (MAISCH 2000), there is no squamosal-temporal contact in *Cymbospondylus*. The loss of the squamosal in *Ichthyosaurus* is a paleontological myth (see MAISCH 1998b; MAISCH & MATZKE 2000 b), and the loss of this element in *Platypterygius* – if true – is therefore an uninformative autapomorphy of this genus. In the view of these facts, we decided to omit this character.

Character 23 refers to a lack of contact between jugal and quadratojugal in basal ichthyosaurs, which was later acquired as a synapomorphy by the more highly derived forms. We see no clear evidence from the published accounts or our own observations, that there is a lack of contact between these two bones in any known ichthyosaur. *Utatsusaurus* and *Grippia* are not well enough preserved to be certain about the structure of this extremely difficult region of the ichthyosaur skull, which has posed interpretation problems even in exceedingly well preserved material for a long time (MAISCH 1997a). Furthermore, a contact between jugal and quadratojugal is described in some other Lower Triassic ichthyosaurs (MAZIN 1982; NICHOLLS & BRINKMAN 1995; MAISCH 1998b; in press b). The character was therefore excluded, although it agrees with the phylogeny proposed here.

Character 48 (orientation of scapular axis and glenoid facet) suffers in our opinion from a misunderstanding of homologies of the ichthyosaur scapula. MOTANI assumes that the blade of derived ichthyosaur scapulae is homologous to the posterodorsal portion of the plesiomorphic ichthyosaur scapula (MOTANI 1999b, fig. 4). There is, however, in our view little evidence for this assumption. In our opinion the scapular blade of derived ichthyosaurs is homologous to the central portion of the plesiomorphic ichthyosaur scapula, whereas the anterior and posterior extensions are reduced. The scapula of *Shastasaurus alexandrae* shows a perfectly intermediate stage between the two extremes, in which part of the anterior (preglenoidal) and posterior (postglenoidal) portions are retained, but the shape of the derived ichthyosaur scapula is already approached. The so-called glenoid facet of the plesiomorphic ichthyosaur scapula contains a small articulation facet with the coracoid. The anteroproximal margins of the scapula in plesiomorphic and derived ichthyosaurs are therefore, contra MOTANI's interpretation, non-homologous. We therefore do not accept MOTANI's character 48. The same general comments apply to MOTANI's character 49, which is, however, in some aspects contained in our analysis (as enlargment of scapular and coracoidal glenoid and articulation facets respective to the size of the bone).

Character 81 (iliac anteromedial prominence present) is based on a misinterpretation of the ilium of *Suevoleviathan* (MAISCH 1998a, in press a, contra MOTANI 1999b), which bears a prominence which is non-homologous to that of *Cali-*

fornosaurus, as evidenced in MOTANI's and our phylogenies, where these two genera do not form a clade despite this alleged "synapomorphy".

4. 2. Characters of the skull

Only characters which are newly introduced here or formulated differently from MOTANI 1999b are discussed. For the characters taken from MOTANI's publication, the reader is referred to his paper for further information.

A data matrix for the phylogenetic analysis of the Ichthyosauria is given in Table 1 (pp. 156–160).

(1) Mode of tooth implantation largely pleurodont/subthecodont or thecodont (0) aulacodont (1) (modified from MAISCH & MATZKE 1997a, with inverted polarity).

The term aulacodont has been coined by MAZIN (1983a) for the peculiar mode of tooth implantation encountered in all post-Triassic ichthyosaurs. There, the teeth in the premaxilla, maxilla and dentary are set in deep, continuous grooves with no bony dissepiment inbetween individual tooth roots. This mode of tooth implantation is not known in any Triassic ichthyosaur, with the exception of the posterior part of the maxillary dentition of *Mikadocephalus gracilirostris* (MAISCH & MATZKE 1997a) and possibly *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1997b).

Utatsusaurus (MOTANI 1996, 1997b,c) and *Grippia* (MOTANI 1997b,c) largely show a subthecodont (in the case of *Utatsusaurus* pleurodont/subthecodont) mode of tooth implantation, as does *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1997b; MOTANI 1997c), so this condition can be safely assumed to be plesiomorphic for ichthyosaurs. In several taxa of the "shastasaur grade" this tooth implantation is modified to a peculiar form of thecodonty, as it is seen in *Cymbospondylus* (MERRIAM 1908; MOTANI 1997b) and *Mikadocephalus* (MAISCH & MATZKE 1997a). The only mixosaurids in which such a mode of tooth implantation has been definitely recorded are *Contectopalatus* (MAISCH & MATZKE 1998b contra MOTANI 1997c), and *Phalarodon* (pers. obs.) but this is probably best interpreted as a synapomorphy of these genera. The aulacodont mode of tooth implantation is found in all Jurassic ichthyosaurs examined in the course of this study. It therefore is a valid synapomorphy of all post-Triassic ichthyosaurs.

(2) Maxillary and posterior dentary tooth roots rounded or subrectangular in cross section (0) mesiodistally elongated (1).

This character is exclusively useful for the ingroup phylogeny of the mixosaurids, as all other ichthyosaurs, as far as it is known, have roots of the maxillary and posterior dentary teeth which are rounded (the majority of forms) or subrectangular ("*Otschevia*" *pseudoscythia* and *Platypterygius*, EFIMOV 1998; BARDET 1990) in cross section. In the mixosaurids a rounded cross section of the roots is also found in the genus *Mixosaurus*, represented by *Mixosaurus cornalianus* (BESMER 1947; MAISCH & MATZKE 1997b; see Fig. 17) and *M. kuhnschnyderi* (BRINKMANN 1998a, b). In *Contectopalatus atavus* (FRAAS 1891; MAISCH & MATZKE 1998b) and *Phalarodon nordenskioeldii* (HULKE 1873; WIMAN 1910; MERRIAM 1910; VON HUENE 1916; MAZIN 1984; NICHOLLS et al. 1999) the roots of the posterior dentary teeth and maxillary teeth are distinctly elongated mediodistally (Fig. 17). In *Contectopalatus* they show deep lingual and labial grooves, which lend a number-8 cross-section to the tooth roots (MAISCH & MATZKE 1998b), whereas in *Phalarodon* the roots are laterally compressed (MERRIAM 1910; WIMAN 1910; NICHOLLS et al. 1999). This is here interpreted as a synapomorphy of *Contectopalatus* and *Phalarodon*.

(3) Crowns of teeth ornamented with distinct apicobasal striations (0) macroscopically smooth in apicobasal direction (1) (modified from MAISCH 1998b).

In almost all ichthyosaurs, including *Utatsusaurus* (MOTANI 1996), *Grippia* (MAZIN 1981b; MOTANI 1997b), *Cymbospondylus* (MERRIAM 1908), *Besanosaurus* (DAL SASSO & PINNA 1996), *Mikadocephalus* (MAISCH & MATZKE 1997a) and the large majority of post-Triassic taxa, the crowns of the teeth show distinct surface ornamentation of the enamel, expressed as apicobasally running grooves or ridges. The only known exceptions are the presumably Lower Triassic *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991) and the Lower Jurassic taxa *Leptonectes tenuirostris* (MAISCH 1998a, 1999), *Eurhinosaurus costini* (pers. obs. MWM) and *E. longirostris* (MAISCH 1998a). In the Jurassic species the teeth are furthermore peculiar because of the largely almost entirely straight and very elongate and narrow tooth crowns (Fig. 17). The enamel of the teeth is macroscopically smooth and even if examined with a hand lens (magnification x 10) does not show any obvious indication of surface sculpture, except that there are circular wrinkles of the tooth crown enamel, best expressed towards the base of the crowns, in *Eurhinosaurus longirostris*. This feature is therefore interpreted as a valid synapomorphy of the Leptonectidae (the family-group taxon comprising *Leptonectes* and *Eurhinosaurus*, formally erected by MAISCH 1998a), homoplastically encountered in *Thaisaurus*.

Very little surface sculpture of the tooth crowns is also encountered in the specimens we studied of the Upper Jurassic *Aegirosaurus leptospondylus* and the taxon has been accordingly coded for the derived state. The rather short and robust teeth of *Aegirosaurus* are, however, very different from those of the leptonectids and the feature was certainly acquired convergently.

(4) Complete, well-developed dentition retained in adults (0) dentition strongly reduced in adults (1) (modified from GODEFROIT 1993a).

This character was used by GODEFROIT (1993a) and interpreted as a synapomorphy of *Stenopterygius* and *Ophthalmosaurus*. Whereas in the latter genus there is undoubtedly a tendency towards tooth reduction in adults (GILMORE 1905, 1906; ANDREWS 1910) this is not true in general for the genus *Stenopterygius* (FRAAS 1891; VON HUENE 1922; MCGOWAN 1979; MAISCH 1998c). In fact, it has only been recorded definitely in one of the four currently valid species of the genus (MAISCH 1998c), *Stenopterygius quadriscissus*, whereas *S. longifrons*, *S. hauffianus* and *S. megalorhinus* do not display a clear tendency towards tooth reduction in old age. The character was therefore abandoned in MAISCH's (1998a) analysis of the relationships of post-Triassic ichthyosaurs, as was the presence of a "supernumary bone" (GODEFROIT 1993a, 1994) in the cheek of *Stenopterygius* and *Ophthalmosaurus*, which, in fact, as demonstrated by MAISCH (1997a) and confirmed by MOTANI et al. (1998), is the squamosal, present in all ichthyosaurs, including *Ichthyosaurus* (MAISCH & MATZKE 2000b), with the only possible exception of *Platypterygius* (ROMER 1968; WADE 1990; MAISCH 1998b).

Closer inspection reveals, however, that GODEFROIT's use of tooth reduction as a character might be of some use to resolve the relationships of Middle Jurassic to Cretaceous ichthyosaurs. There is definitely no sign of tooth reduction in either *Brachypterygius* (MCGOWAN 1976), *Aegirosaurus* (BARDET & FERNÁNDEZ 2000) or *Platypterygius* (ROMER 1968; WADE 1984, 1990), which are thus plesiomorphic. In the newly described South American genera *Chacaicosaurus* (FERNÁNDEZ 1994) and *Caypullisaurus* (FERNÁNDEZ 1997, 1998) there is, however, evidently a clear tendency to reduce the dentition in adults, as no teeth are recorded in the otherwise complete and articulated type skull of *Chacaicosaurus cayi*, and known specimens of *Caypullisaurus bonapartei* have only some small teeth, reminiscent of old individuals of *Ophthalmosaurus*. This character is therefore provisionally used here. The situation in the genus *Stenopterygius* remains puzzling. *Stenopterygius* is, in fact, an assemblage of ichthyosaur species which is hard to define by autapomorphies (MAISCH 1998c used the general build of the fore- and hindfins, which are to a certain degree different from all other post-Triassic ichthyosaurs, but it is hard to define clear-cut autapomorphic traits in the fins as well). The possibility remains, that *Stenopterygius* is paraphyletic instead of monophyletic, and if the tooth reduction should be corroborated as a valid synapomorphy of *Ophthalmosaurus*, *Chacaicosaurus*, *Caypullisaurus* and *Stenopterygius quadriscissus*, the genus *Stenopterygius* will probably have to be subdivided. As *S. quadriscissus* is the type species (HUNGERBÜHLER 1994), a new generic name would be necessary for the remaining species. At the moment we take the conservative course to regard tooth reduction in *S. quadriscissus* as an autapomorphic homoplasy to the *Ophthalmosaurus*-*Caypullisaurus* group and assume that no tendency towards tooth reduction is found in the grundplan of the genus *Stenopterygius*. If further common derived traits between *S. quadriscissus* and the *Ophthalmosaurus*-*Caypullisaurus* group not shared by other *Stenopterygius* species should be discovered, taxonomic consequences might, however, be necessary.

(5) Replacement teeth appear outside pulp cavity (0) inside (1) (MOTANI 1999b, character 35).

(6) Posterior tooth crown conical (0) rounded (1) (MOTANI 1999b, character 38).

(7) Tooth size relative to skull width normal (over 0.1) (0) small (below 0.05) (1) (MOTANI 1999b, character 39).

(8) Maxillary tooth row single (0) multiple (1) (MOTANI 1999b, character 40).

(9) Processus subnarialis of premaxilla absent or very small (0) distinctive, reaches back for more than one third of the narial length (1).

In *Utatsusaurus hataii* as described and figured most recently by MOTANI et al. (1998) there apparently is only a very slight indication of a processus subnarialis of the premaxilla. Instead, the entire ventral narial margin is formed by the maxilla (MOTANI et al. 1998; see Fig. 1). In *Grippia longirostris* usually a very small processus subnarialis is figured (WIMAN 1933, VON HUENE 1943; MAZIN 1981b; MOTANI 2000; see Figs. 1, 10) which contributes somewhat to the ventral narial margin. In mixosaurids there is also only a very small processus subnarialis (MAISCH & MATZKE

1998b), and the same holds true for *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Figs. 3, 10).

In *Mikadocephalus gracilirostris*, the processus subnarialis of the premaxilla is extensive (MAISCH & MATZKE 1997a; see Fig. 3) and it must have contributed considerably to the ventral narial margin. The same holds true for most post-Triassic ichthyosaurs. In *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Eurhinosaurus*, *Ichthyosaurus* and all species of *Stenopterygius* (except for *S. longifrons*, GODEFROIT 1993a, 1994; MAISCH 1997a; see Fig. 7) the maxilla is even excluded from the external narial opening by the long subnarial process of the premaxilla which reaches back to meet the processus ventralis anterior of the lacrimal. In *Suevoleviathan disinteger* (MAISCH 1998a; see Fig. 5) and in *Stenopterygius longifrons* the maxilla contributes to the ventral margin of the naris, but still there is a processus subnarialis of considerable size which makes up almost half of the ventral narial margin. In the Middle to Upper Jurassic genus *Ophthalmosaurus*, articulated material shows a long processus subnarialis, although, as correctly pointed out by GILMORE (1905, 1906; see Fig. 8) and ANDREWS (1910), the maxilla contributes substantially to the ventral narial margin. GILMORE (1906) shows a surprisingly small processus subnarialis for *Ophthalmosaurus natans*, but in view of its rare complete preservation in *Ophthalmosaurus icenicus* and many other ichthyosaurs this is possibly an artifact caused by breakage. At any rate the subnarial process indicated in GILMORE's figure is substantially larger than in any of the primitive Triassic ichthyosaurs and *Ophthalmosaurus* is therefore coded for the derived state with respect to this character.

(10) Processus supranarialis of premaxilla distinctly present (0) very small or absent (1) (modified from MAISCH & MATZKE 1997a).

In *Utatsusaurus hataii* as drawn by MOTANI et al. (1998, fig. 1) there is an extensive processus supranarialis of the premaxilla which borders a considerable part of the dorsal narial margin. In *Grippia longirostris* the reconstructions presented by WIMAN (1933) and MAZIN (1981b) are quite indecisive on this point. However, the drawing of specimen SVT 201 by MAZIN (1981b, fig. 3) clearly shows a typically bifurcated posterior margin of the premaxilla, with a small processus subnarialis and an even larger processus supranarialis. It is therefore quite plausible to assume that the premaxilla of *Grippia longirostris* was very similar to that of *Utatsusaurus hataii* with respect to the processus supranarialis (see Fig. 1), an interpretation confirmed by the recent study of MOTANI (2000) and pers. obs. of specimen SVT 201.

In the Mixosauridae the situation is much different. The premaxilla forms little more than the anterior narial margin in these ichthyosaurs, and although there usually is a very small processus subnarialis, there never is any indication of a processus supranarialis. This definitely holds true for *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1997b, 1998b; see Fig. 2), *Mixosaurus kuhnschnyderi*, and *Contectopalatus atavus* (MAISCH & MATZKE 1998b; see Fig. 2), and the same situation is found in *Phalarodon nordenskioeldii* (MERRIAM 1910; see Fig. 2), so the reduction of the processus supranarialis of the premaxilla appears to be a common derived feature of all mixosaurids.

Other Triassic ichthyosaurs usually have well-developed supranarial processes. The structure is particularly extensive in many of the taxa usually grouped as "Shastasauridae", namely in *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 3), *Shas-*

tasaurus alexandrae (Callaway & Massare 1989; Maisch 2000 contra Motani 1999b; see Fig. 3), *Callawayia neoscapularis* (McGowan 1994) and *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 3). It is, however, certainly quite small in *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a; see Fig. 3).

In all known Jurassic ichthyosaurs at least a small processus supranarialis is developed. It is of unusually extensive size only in *Ichthyosaurus breviceps* (see Fig. 6), where it reaches back posteriorly up to the anterior margin of the orbit to establish a sutural contact with the prefrontal (pers. obs.). This is certainly a specific autapomorphy. In all other Jurassic ichthyosaurs examined, the supranarial process of the premaxilla is much shorter and does not extend posterior to the border of the external naris. Nevertheless the unusual condition in *Ichthyosaurus breviceps* shows, that the very long processus supranarialis seen in some "shastasaurids" and usually interpreted as an autapomorphy of this family shows some homoplasticity within ichthyosaurs, which strengthens our case that "shastasaurids" are not a monophyletic family but a grade of ichthyosaur evolution between mixosaurids and the post-Triassic forms.

(11) Processus postnarialis of maxilla large and distinctive (0) tiny or absent (1) (from Maisch & Matzke 1997a).

A very distinctive feature of most Triassic ichthyosaurs is the possession of a narrow dorsal extension of the maxilla posterior to the external narial aperture, which was termed processus postnarialis by Maisch & Matzke (1997a). It is known to occur both in *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998; see Fig. 1) and *Grippia longirostris* (Wiman 1929, 1933; Mazin 1981b; Motani 2000 contra von Huene 1943, 1956; see Fig. 1). In *Utatsusaurus* the processus is reconstructed as rather staight and directed largely posteriorly by Motani et al. (1998, fig. 2). From re-examination of a good cast of the specimen it seems, however, more plausible to us, that it was directed more dorsally and somewhat recurved, as in most other Triassic ichthyosaurs where it occurs.

In *Grippia longirostris* the processus postnarialis is apparently a rather narrow splint of bone (Wiman 1933; Motani 2000), but otherwise similar to *Utatsusaurus*. Mixosaurids have an extensive processus postnarialis, as it is seen e. g. in *Mixosaurus cornalianus* (von Huene 1949; Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2), *M. kuhnschnyderi* (Brinkmann 1998a, b) and *Contectopalatus atavus* (von Huene 1916; Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2). In *Phalarodon nordenskioeldii* neither Merriam (1910) nor von Huene (1916) found a well-developed processus postnarialis (they both referred to the holotype of *Phalarodon fraasi* UCMP 9924 only), but one of the new specimens from British Columbia (TMP 89.126.7) is figured by Nicholls et al. (1999) as possessing a very long and well developed postnarial process, as in other mixosaurids. Personal re-examination of the holotype of *Phalarodon fraasi* showed that there is a long, narrow and extensive processus postnarialis which meets the prefrontal, as in all other mixosaurids (Fig. 2).

The Monte San Giorgio genera *Mikadocephalus* and *Wimanius* also have a long processus postnarialis (Maisch & Matzke 1997a, 1998a; see Figs. 2 and 3), and the structure also occurs in *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 3) and *C. buchseri* (pers. obs.), although it is considerably shorter than in *Mikadocephalus*.

In the holotype of *Besanosaurus leptorhynchus*, a postnarial process was not found by Dal Sasso & Pinna (1996), instead they claim that the lacrimal forms the posterior border of the external naris. The circumnarial region in the holotype is, however, apparently not very well preserved. An as yet undescribed skull (associated with a partial postcranium) in the Zürich collection (PIMUZ T 1895) referrable to *Besanosaurus* has the narial region much better preserved. It shows that Dal Sasso & Pinna are correct (Fig. 3). There is a processus postnarialis, which is however very small and does not extend beyond the dorsal narial border, similar to the situation seen in *Cymbospondylus petrinus*, although the processus postnarialis in the latter taxon is much more extensive anteroposteriorly (Fig. 3). The posterior border of the naris is formed by the nasal in *Besanosaurus leptorhynchus* (not the lacrimal as hypothesized by Dal Sasso & Pinna), which also contributes to the posterior narial margin in *Cymbospondylus petrinus*. *Besanosaurus* is the only ichthyosaur of the shastasaur grade in which a processus postnarialis of considerable size is lacking and, at least in this feature, it approaches the Jurassic ichthyosaurs more closely than *Mikadocephalus* does.

Jurassic ichthyosaurs universally lack a well developed postnarial process. A small flange is developed posterior to the naris in *Ichthyosaurus breviceps* (Fig. 6), but otherwise no comparable structures occur in any of the post-Triassic taxa.

(12) Maxilla excluded from (0) meets prefrontal (1).

This character is admittedly not totally independent of character (11), because if there is no processus postnarialis developed, there is little chance that maxilla and prefrontal meet externally. It is, however, not impossible that the two bones meet internally via the lamina orbitalis descendens of the prefrontal. In mixosaurids, for example, they meet much more extensively on the internal than on the external surface of the skull roof. We therefore chose to treat these two characters as independent, because a situation is conceivable where there is no postnarial process, but the prefrontal and maxilla are still in contact.

In *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998; see Fig. 1) and *Grippia longirostris* (Wiman 1929, 1933; Mazin 1981b; Motani 2000; see Fig. 1) there is no evidence for a contact between maxilla and prefrontal. In mixosaurids, however, the processus postnarialis of the maxilla establishes a sutural contact with the prefrontal on the external side of the skull roof (von Huene 1949; Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2) and an even more extensive overlap of the prefrontal onto the maxilla is found internally, where the lamina orbitalis descendens of the prefrontal reaches down almost to meet the sutural surface of the palatine, as it is seen in specimens of *Contectopalatus atavus*. In *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 3) and *C. buchseri* (Sander 1989) a prefrontal-maxillary contact does not exist, and the same is the case in *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902; Maisch 2000; see Fig. 3). In *Mikadocephalus gracilirostris*, as particularly shown by articulated material in the PIMUZ, the very long and recurved processus postnarialis extends posterodorsally to meet the prefrontal as in mixosaurids (Maisch & Matzke 1997a, 1999; see Fig. 3). In none of the Jurassic ichthyosaurs is there a prefrontal-maxillary contact on the external side of the skull, and there is also no evidence for an internal contact between these two bones, so they have been coded with 0 for this character. The long postnarial process contacting the prefrontal is probably a homoplasy shared between the mixosaurids and *Mikadocephalus*. In *Besanosaurus leptorhynchus*, closely related to the latter genus, there is no maxillary-prefrontal contact (Dal Sasso & Pinna 1996). All other shastasaurid-grade ichthyosaurs are too incompletely known to assess this character with confidence.

(13) External naris placed largely dorsally (0) largely laterally (1).

The position of the external naris differs considerably between the Lower Triassic taxa *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998), *Grippia longirostris* (Wiman 1928, 1933; von Huene 1943; Mazin 1981b; Motani 2000) as well as the presumably Lower Triassic *Parvinatator wapitiensis* (Nicholls & Brinkman 1995) and all more derived ichthyosaurs.

In both *Utatsusaurus* and *Grippia* the naris is seen to an approximately equal extent in the dorsal and lateral views of the skull (Fig. 1). The reason for this is simply the very narrow build of the internarial bar, formed largely by the nasals and to a slight extent by the processus supranarialis of the premaxilla. In both *Utatsusaurus* and *Grippia* the internarial bar is only about as wide as the narial opening when the skull is seen in dorsal view. In the mixosaurids (Maisch & Matzke 1998b, 2000a, in press a; see Fig. 2) the external narial apertures are not only distinctly smaller than they are in either *Utatsusaurus* or *Grippia* and also situated somewhat further back (closer to the orbit), but they are also in a practically exclusively lateral position, so that when the skull is seen in dorsal view the narial openings are not exposed at all or only seen as narrow slits. The internarial bar, formed exclusively by the nasals in mixosaurids because of the reduction of the processus supranarialis of the premaxilla, is much wider than in the Lower Triassic taxa, about three or four times as wide as the narial opening is high.

In the ichthyosaurs of the shastasaur grade the configuration of the external naris is more or less well known in *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Figs. 3, 10), *Qianichthyosaurus zhoui* (Li 1999, clearly visible in fig. 1 b, p. 1331); *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a, 1999; see Fig. 3), *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 3), *Shastasaurus alexandrae* (Callaway & Massare 1989; Maisch 2000; see Fig. 3), *Shonisaurus popularis* (Camp 1980) and *Callawayia neoscapularis* (McGowan 1994a). The best skull material is known for *Cymbospondylus*, *Mikadocephalus* and *Besanosaurus*. In all these three forms (Merriam 1908; Dal Sasso & Pinna 1996; Maisch & Matzke 1997a) the external narial openings are situated largely laterally, as in the mixosaurids, and the internarial bar is wide.

In the Jurassic ichthyosaurs, the same holds true for all taxa examined, in many taxa the snout at the level of the external narial openings is also not half-cylindrical, but a distinct ridge is formed betwen the dorsal and lateral surfaces of the nasal which accentuates the lateral placement of the naris even more, such as it is the case e. g. in three-dimensional crania of *Stenopterygius* and *Ichthyosaurus*, as well as in *Ophthalmosaurus* (Andrews 1910; Sollas 1916; McGowan 1973; Maisch 1998c; see Figs. 6, 7, 8).

Why the ichthyosaurs started with a more or less dorsally situated external narial opening which was displaced posteriorly and laterally instead of posterodorsally is somewhat mysterious. In a secondarily aquatic, long-snouted vertebrate one would either expect the nares to be placed far back on top of the skull, as in the Cetaceans, on an elevation of the rostrum, as in phytosaurs, or at the tip of the snout, as in crocodiles, pliosaurs or proterochampsids. An explanation might be, that the osseous narial opening of ichthyosaurs must not necessarily coincide with the position of the true narial opening, formed by soft tissue, in the living animal, and that the position of the osseous narial opening was constrained by some unkown reason to its apparently rather disadvantageous posterolateral position in ichthyosaurs. This matter surely deserves further investigation, the phylogenetic trend outlined above is, at any rate, obvious.

(14) Nasal short, reaches back to orbit (0) longer, reaches distinctly over orbit (1) (from Maisch & Matzke 1997a).

In *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998; see Fig. 10), *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b) and *Grippia longirostris* (Wiman 1933; Mazin 1981b; Motani 2000; see Fig. 10) the nasals reach posteriorly only shortly beyond the anterior margin of the orbit. The same is true for the three mixosaurid genera *Mixosaurus* (von Huene 1949; Maisch & Matzke 1997b, 1998b), *Phalarodon* (Merriam 1910) and *Contectopalatus* (Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 10).

In *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 10) the nasals extend extremely far posteriorly, up to the posterior end of the orbit and even contact the postfrontals. In *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a) the nasal is also considerably longer than in the more plesiomorphic taxa and extends up to the middle of the orbit. In *Besanosaurus leptorhynchus* the nasals are overgrown dorsally by a thin sheet-like anterior extension of the frontal, below which they also reach back, however, at least to the middle of the orbit (pers. obs.). In *Shonisaurus popularis*, Camp (1980, fig. 4) reconstructs also a very long nasal, reaching posteriorly almost up to the foramen parietale. In *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902; Maisch 2000; see Fig. 10) the nasals are not as long, but also reach back almost to the middle of the orbit, and their posterior margins are strongly weathered in the single known skull so that they can be assumed to have been even somewhat longer originally.

In the post-Triassic ichthyosaurs the nasals are universally long and extend posterior beyond the middle of the orbit. In some taxa, such as *Temnodontosaurus trigonodon* (Maisch 1997a, 1998c) and *Stenopterygius longifrons* (Godefroit 1993a, 1994; Maisch 1997a, 1998c; see Fig. 12) they even contact the parietals and separate the frontals from the postfrontals externally.

(15) Continuous high sagittal crest on nasal, frontal and parietal absent (0) present (1).

The mixosaurids are characterised, as first explicitly pointed out by Maisch & Matzke (1998b) and Motani (1999c), by the possession of a unique, high dorsal sagittal crest on top of the skull roof, formed by the nasals, frontals and parietals. This structure is present in *Mixosaurus cornalianus* (Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2), *M. kuhnschnyderi* (Brinkmann 1998b), *Phalarodon nordenskioeldii* (where it was already noted by Merriam 1910, see also Nicholls et al.1999; see Fig. 2) and it is particularly well developed in the large-growing *Contectopalatus atavus* (Edinger 1935; Maisch & Matzke 1998b, 2000a, in press a; see Figs. 2, 10). A similar structure is not known in any other ichthyosaur and therefore the sagittal crest constitutes a valid autapomorphy of the Mixosauridae. In the presumed sister taxon of the mixosaurids, *Wimanius odontopalatus*, only the nasal is known of the median skull roof elements and it shows no indication of a sagittal crest (MAISCH & MATZKE 1998a, 1999; see Fig. 2), so this taxon has been coded with a 0 for this character, even though it cannot be excluded that a crest was present on the frontal and parietal bones.

In *Cymbospondylus petrinus* there is also a relatively high sagittal crest on top of the skull roof (MERRIAM 1908; see Figs. 3, 10), but this is exclusively formed by the supratemporal and parietal and therefore was with certainty acquired independently from the mixosaurids. It also does not extend onto the interorbital skull roof (where it reaches to the level of the external narial aperture or even beyond in mixosaurids) but is restricted to the spatium intertemporale.

No post-Triassic ichthyosaur shows any indication of a true sagittal crest.

(16) Excavatio internasalis absent (0) present (1).

The excavatio internasalis (a term coined by MAISCH 1997b) is a depression situated on the dorsal surface of the skull at the level of the orbitonarial bar. It is not known in any Triassic ichthyosaur, but is present in *Temnodontosaurus* (MAISCH & HUNGERBÜHLER 1997a; MAISCH 1998c), *Leptonectes* (MAISCH 1999), *Eurhinosaurus* (pers. obs.), *Suevoleviathan* (MAISCH 1998a), *Ichthyosaurus* (MCGOWAN 1973; MAISCH 1997b; MAISCH & MATZKE 2000b) and all the Middle Jurassic to Cretaceous genera in which the skull is known completely enough. Sometimes a small foramen is found in the depth of the excavatio internasalis, called the internasal foramen by MCGOWAN (1973). WADE (1984) suggested that an unknown organ, possibly serving for echolot orientation, was situated within the excavatio internasalis, but in our opinion the structure of the middle ear and otic capsule of derived ichthyosaurs, which do not show any of the adaptations for echolot orientation displayed by Cetaceans, strongly contradict this view. Maybe the structure was in some way related to olfaction, a sense which, judging from the few internal moulds of the skull roof available (MCGOWAN 1973; MAISCH & MATZKE 1997a) was probably well developed in ichthyosaurs.

(17) Frontal about as large as the parietal or larger (0) distinctly smaller (1).

In *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Fig. 10) the frontal is a very extensive element which makes up the largest portion of the interorbital skull roof. Its absolute size is even considerably larger than that of the parietal. In *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b) and *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991), frontal and parietal are of approximately the same size. In *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; see Fig. 10) the frontal is shown too small in the old skull reconstructions. The best-preserved specimen, the holotype, destroyed in World War II, shows a big frontal (WIMAN 1928; VON HUENE 1943) only slightly smaller than that of *Utatsusaurus*. This is confirmed by the observations of MOTANI (2000). In mixosaurids the frontal is also a very large element. Its skull roof component is larger than that of the parietal and it forms a very substantial part of the high sagittal crest (MAISCH & MATZKE 1998b, 2000a, in press a).

In *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; VON HUENE 1916; see Fig. 10) the frontal is, despite the long posterior extent of the nasals, still an element as large as the parietal in dorsal view, particularly because it extends posterolaterally to form part of the anterior margin of the temporal opening (this also shows that the posterior extension of the nasals and the size of the frontals are independent characters !).

In *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a) the frontals are rather small elements and were probably even to some extent overlapped by the nasals dorsally. In *Besanosaurus leptorhynchus*, the frontals are larger, particularly because of the development of a dorsal sheet which overlaps the nasal (in contrast to the situation in most other ichthyosaurs).

In the post-Triassic taxa, the dorsal exposure of the frontals is universally much restricted by the overlap of the nasals anteriorly and the postfrontals laterally, and the frontals thus contribute less to the dorsal external skull roof than in the Triassic forms, *Mikadocephalus* being, however, apparently closest to the post-Triassic taxa with respect to this character among well-known Triassic ichthyosaurs.

(18) Frontal widest position located posteriorly (0) at nasal suture (1) (Motani 1999b, character 15).

(19) Frontal excluded from (0) contributes to foramen parietale (1) (from Mazin 1982).

The foramen parietale, as in most tetrapods where it occurs, is probably primitively enclosed entirely within the parietals in ichthyosaurs. This character state is displayed by *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998; see Figs. 1, 10), *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b; see Fig. 1) and *Grippia longirostris* (Wiman 1928, 1933; Mazin 1981b; Motani 2000; see Fig. 1). In the mixosaurids examined, the foramen parietale is situated extremely far back on the skull, almost at the posterior end of the crista sagittalis, and is enclosed entirely within the parietals as well (von Huene 1916; Maisch & Matzke 1998b contra Motani 1999c, Fig. 10). A surprising exception among basal ichthyosaurs is *Thaisaurus chonglakmanii*, in which, according to Mazin et al. 1991, the foramen parietale is situated at the fronto-parietal suture.

In *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; von Huene 1916, Fig. 10) the frontals form the anterior margin of the foramen parietale, in *C. buchseri* the situation might be similar (Sander 1989), but is unclear because of bad preservation. In *Mikadocephalus gracilirostris* the foramen parietale is also enclosed by both frontals and parietals, the former forming the anterior margin of the opening only (Maisch & Matzke 1997a). In *Shonisaurus popularis* (Camp 1980) and *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902; von Huene 1916; Maisch 2000; see Fig. 10) there also is a frontal contribution to the foramen parietale. *Besanosaurus leptorhynchus* is the only known ichthyosaur which definitely lacks a foramen parietale. It was not found by Dal Sasso & Pinna (1996) in the holotype specimen, and the referrable skull PIMUZ T 1895, which preserves the frontal/parietal contact in good state, also shows no trace of it.

In post-Triassic ichthyosaurs the situation is similar in all taxa examined. The frontal universally forms the anterior margin of the foramen parietale as well as the lateral margin to a variable degree. The parietal is restricted to the posterior and posterior lateral or even the posterior margin of the opening in all the post-Triassic forms.

(20) Parietal ridge absent (0) present (1) (MOTANI 1999b, character 17).

(21) Prefrontal-postfrontal contact absent (0) present (1) (MOTANI 1999b, character 8).

(22) High supraorbital crest on prefrontal and postfrontal absent (0) present (1).

In the mixosaurids, the prefrontal and postfrontal form a continuous, high and narrow crista supraorbitalis above the orbit, which continues posteriorly onto the anterior portion of the ramus anterior of the supratemporal. This crista supraorbitalis borders the anterior terrace of the temporal fenestra (a term coined by MOTANI 1999b), which is exceedingly large in mixosaurids, laterally.

The structure is well developed in *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1997b, 1998b), *M. kuhnschnyderi* (pers. obs.), *Contectopalatus atavus* (MAISCH & MATZKE 1998b, 2000a; see Fig. 10) and *Phalarodon nordenskioeldii* (NICHOLLS et al. 1999) and therefore constitutes a valid autapomorphy of the Mixosauridae.

In no other ichthyosaur, be it Triassic or post-Triassic, has a similar structure been observed so far.

(23) Anterior orbital margin irregular (0) of regularly rounded shape (1).

The anterior orbital margin of *Utatsusaurus hataii* is complicated by a lamina of the prefrontal which reaches into the orbit for some distance (MOTANI et al. 1998; see Figs. 1, 10), a situation somewhat reminiscent of the much bigger prefrontal shield seen in Middle and Upper Jurassic mesosuchian crocodiles of the family Metriorhynchidae.

The same situation is found in *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 2000; see Figs. 1, 10) and in *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 1) and is therefore assumed to represent the primitive condition in ichthyosaurs. Maybe it had some protective function for the eyes in these very early ichthyosaurs.

In mixosaurids, the taxa of the shastasaur grade and all post-Triassic forms the anterior margin of the orbit is universally rather evenly rounded, at any rate the distinctive prefrontal extension of the primitive forms is absent.

(24) Postorbital contributes to lateral external margin of temporal fenestra (0) is excluded from temporal fenestra by postfrontal and supratemporal (1).

According to existing interpretations of skull structure, the postorbital contributes to the external lateral margin of the temporal fenestra in both *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Figs. 1, 10) and *Grippia longirostris* (WIMAN 1928, 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 2000; see Figs. 1, 10), as well as in *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991) and *Parvinatator wapitiensis* (NICHOLLS & BRINKMAN 1995; see Fig. 1), where the postorbital contribution is particularly extensive. The situation remains unclear in *Chaohusaurus* (MAISCH in press b; see Fig. 1). In mixosaurids the external lateral margin of the temporal fenestra is formed exclusively by the postfrontal and supratemporal, which meet each other, overlapping the dorsalmost extension of the postorbital. This situation has been observed in *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1998b; see Fig. 2) and *Contectopalatus* *atavus* (MAISCH & MATZKE 1998b; see Fig. 2) and is also described for *Phalarodon nordenskioeldii* (NICHOLLS et al.1999; see Fig. 2).

In *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; VON HUENE 1916; MAISCH 2000; see Figs. 3, 10) the postorbital is also excluded from the external lateral margin of the temporal fenestra by a long and narrow ramus anterior of the supratemporal and an unusually long postfrontal which extends far back onto the cheek region. It nevertheless contributes to the internal lateral margin of the temporal fenestra. The same general pattern can be observed in *C. buchseri* and appears to be characteristic of the genus *Cymbospondylus* in general.

In *Mikadocephalus gracilirostris*, the posterior extent of the postfrontal is surprisingly small in the holotype, as was already noted by MAISCH & MATZKE (1997a). The articulated skull in the PIMUZ collection shows, that the postorbital widely intervenes between the postfrontal and supratemporal, the latter also having a rather small ramus anterior (Fig. 3). *Mikadocephalus* is surprisingly primititive in this respect.

In *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Figs. 3, 10) the postorbital forms the anterior two thirds of the internal margin of the temporal fenestra and also appears just to reach the temporal fenestra externally (MAISCH 2000). At any rate a clear postfrontal-supratemporal contact is lacking in the single known specimen, and the genus has therefore been coded with a 0. The same pattern seems to be present in *Besanosaurus leptorhynchus* (pers. obs. of PIMUZ specimens; see Fig. 3), although in this instance evidence is rather scanty.

In the post-Triassic ichthyosaurs the postorbital is universally externally overlapped by the postfrontal and the ramus anterior of the supratemporal, which meet in an extensive suture. Its posterior lamina is also mostly largely hidden beneath the squamosal. The situation in *Ophthalmosaurus*, described in detail by MAISCH (1998b; see Fig. 8) can be taken as representative in at least a general way for all post-Triassic ichthyosaurs.

(25) Supratemporal without (0) with anterodorsal sheet overhanging temporal fenestra (1).

In mixosaurids the supratemporal develops an extensive anterodorsal sheet-like lamina which overhangs most of the temporal opening and is medially connected to the parietal portion of the high sagittal crest. As noted by MAISCH & MATZKE (1998b) the reason that the true size and position of the temporal fenestra in mixosaurids escaped notice for such a long time is, that in dorsoventrally flattened specimens, where normally one would expect to see the temporal fenestra quite well, the supratemporal sheet is squashed over the fenestra and hides it from view. The anterodorsal temporal sheet occurs equally in *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1998b; see Fig. 2), *M. kuhnschnyderi* (pers. obs.), *Contectopalatus atavus* (MAISCH & MATZKE 1998b; see Figs. 2, 10), where it is most conspicuously developed, and *Phalarodon nordenskioeldii* (NICHOLLS et al. 1999; see Fig. 2).

In *Cymbospondylus petrinus* there is a high dorsal lamina of the supratemporal which borders the temporal fenestra posteriorly (MERRIAM 1908; VON HUENE 1916; see Figs. 3, 10), but it is not expanded anterodorsally and does not hide large parts of the temporal fenestra when the skull is seen in dorsal view. A similar structure appears to be present in *C. buchseri* as well, but preservation is not adequate to assess this beyond doubt in the holotype.

In other ichthyosaurs no similar structures have ever been recorded. It is therefore evident, that the anterodorsal supratemporal sheet consitutes a valid autapomorphy of the Mixosauridae.

(26) Anterior terrace of temporal fenestra present (0) absent (1).

A peculiar characteristic of all adequately known Triassic ichthyosaurs is the fact, that the anterior and, in parts, the medial margin of the temporal fenestra are formed by areas of the skull roof depressed below the general level. These depressed areas have been termed "anterior terraces of the temporal fenestrae" by MOTANI (1999b). They are most conspicuously developed in the mixosaurids and were interpreted as additional areas of attachment for the jaw adductor muscles by MAISCH & MATZKE (1998b, 2000a, in press a).

A smaller anterior terrace is already found in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Fig. 10), where it is formed by the frontal, postfrontal and parietal. The same applies to *Grippia longirostris* (MOTANI 2000). The situation remains unknown in the other Lower Triassic taxa.

In *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 10) there is an extensive anterior terrace, largely formed by the postfrontals, parietals and the posteriorly expanded frontals. A much smaller one, formed again by the parietal, postfrontal and also the frontal is found in *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 10) and in *Mikadocephalus gracilirostris* (pers. obs. of PIMUZ specimens).

In no post-Triassic ichthyosaur is there any indication of an anterior terrace. Instead, the anterior margin of the temporal fenestra, formed by postfrontal and parietal, is always perfectly level with the rest of the skull roof.

(27) Posterior margin of skull roof deeply indented (0) moderately indented (1).

A character which is obviously correlated to the relative position of the orbit and the temporal fenestra is the shape of the posterior margin of the skull roof seen in dorsal view. In primitive ichthyosaurs, the temporal fenestra is largely situated in a postorbital position, so that the skull roof bones forming the walls of the adductor chamber extend further posteriorly than the skull table. This yields a sagittaly deeply indented shape to the posterior margin of the skull.

The plesiomorphic condition is found in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Fig. 10), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 2000; see Fig. 10), *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b), all mixosaurids, *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; VON HUENE 1916; see Fig. 10) and *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 10).

In *Mikadocephalus gracilirostris* (MAISCH & MATZKE 1997a), *Callawayia neoscapularis* (E. L. NICHOLLS, pers. comm.) and in all the post-Triassic ichthyosaurs the posterior margin of the skull is only more slightly indented and the occipital rami of the parietals which meet the occipital rami of the supratemporals diverge at a much lower angle. This is the result of the more supraorbital position of the temporal fenestra in all these taxa.

(28) Main body of quadratojugal largely situated laterally (0) posteriorly (1).

In almost all ichthyosaurs, the main body of the quadratojugal (wether largely exposed or covered by the adjacent elements of the cheek) is situated in a more or less lateral position and at least part of it (and, with the squamosal removed, nearly all of it) is well seen in a lateral view of the skull. In the leptonectids, comprising the Lower Jurassic genera *Leptonectes* and *Eurhinosaurus*, the postorbital segment of the skull is extremely shortened and the relationships of the bones have considerably changed in correlation to this (Fig. 5). The position of the eyes in leptonectids is also different from other ichthyosaurs, as it is most extremely seen in the highly derived *Eurhinosaurus longirostris* (Fig. 11). They are not only of remarkably large size, but also directed anteriorly to a certain extent. The result of this is, that the cheek bones in part form a posterior wall of the enormously enlarged orbit, and the quadratojugal, which is the most posteroventral element of the cheek, is rotated to a position which restricts its exposure practically entirely to the occipital surface of the skull. This is the reason why it is almost never well exposed in the usual, laterally flattened leptonectid specimens, although it is not a particularly small bone and in fact much less covered by the squamosal and postorbital than in, e. g. *Stenopterygius* or *Ophthalmosaurus*. This re-organization of the postorbital skull segment, best expressed with respect to the position of the quadratojugal, is a valid autapomorphy of the Leptonectidae.

(29) Quadratojugal with (0) without (1) distinctly offset processus quadratus.

The processus quadratus (a term introduced by MAISCH & MATZKE 1997a) is a posteroventral extension of the quadratojugal at the posterior surface of which a sutural facet for contact with the quadrate is found. It borders the quadrate foramen ventrally. It is of very variable shape in ichthyosaurs, and this might, at least to a certain extent, be correlated to the length of the postorbital skull segment. Just how far-reaching this correlation is has, however, yet to be determined by more intense investigation. This is not a problem for the present analysis, because we have not used the length of the postorbital skull segment as a character. The reason for this is, that it was found to be strongly variable ontogenetically and even within quite closely related taxa, and, furthermore, that it is totally arbitrary to define the character states because the length of the postorbital skull segment shows almost continuous variation among known ichthyosaurs.

In the undoubtedly most primitive ichthyosaurs known, the published information on the cheek is very scanty and we also see reasons to express some doubt about several of the published descriptions and illustrations. In *Utatsusaurus hataii* (contra MOTANI et al. 1998) the shape of the quadratojugal is not definitely known. It appears that *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 2000) lacks a well developed processus quadratus. As MAISCH (1998b) already pointed out, there is, however, the possibility that the bone usually labelled as "quadrate" in the illustrations of the skull of *Grippia* is, in fact, the processus quadratus of the quadratojugal. The cheek region of *Parvinatator wapitiensis*, as illustrated by NICHOLLS & BRINKMAN (1995), lends support to this notion, as it shows a quadratojugal largely covered by the big squamosal but with a well developed and clearly offset processus quadratus, not unlike the "quadrate" of *Grippia* (Fig. 1). The same situation is found in an unnamed specimen from the Lower Triassic of Spitsbergen (MAZIN 1981a). In *Chaohusaurus geishanensis*, to the contrary, the processus quadratus is inconspicuous (MAISCH in press b; see Fig. 1).

As long as we had no opportunity to see WIMAN's original material, we had, however, to rely on published information and therefore coded *Grippia* as possessing a small processus quadratus.

In the mixosaurids the processus quadratus is universally short, even in *Contectopalatus atavus*, the species with the relatively longest postorbital segment of the skull (Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2). The probable sister-taxon of mixosaurids, *Wimanius odontopalatus*, has, however, a long and well developed processus quadratus (Maisch & Matzke 1998a, 1999; see Fig. 2).

In *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; von Huene 1916; see Fig. 3) the quadratojugal is an extensive bone and its processus quadratus is an elongate structure, clearly set off from the main body of the bone and expanded posteriorly for contact with the quadrate. The same general configuration of the quadratojugal is seen in *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a, 1999; see Fig. 3), the holotype of *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 3) and in *Phantomosaurus neubigi* (labelled as "quadrate" by Sander 1997). In other Triassic ichthyosaurs the quadratojugal is very little known, if at all.

In the post-Triassic forms, the quadratojugal possesses a processus quadratus, but it is never as clearly offset from the main body of the bone as it is, e. g. in *Cymbospondylus* or *Mikadocephalus*. In *Ichthyosaurus* (Sollas 1916; Romer 1968; McGowan 1973; Maisch 1997b; Maisch & Matzke 2000b; see Fig. 6), the quadratojugal possesses a medium-sized, hook-shaped processus quadratus. It is also hook-shaped, but larger, in both *Temnodontosaurus* (Fraas 1913; see Fig. 13) and the leptonectids. In available specimens of *Suevoleviathan* the processus quadratus is very short and inconspicuous (Maisch 1998a, in press a; see Fig. 5) , and the same is the case in *Stenopterygius* (Maisch 1997a; see Fig. 7), and *Ophthalmosaurus* (Maisch 1998b; Andrews 1910; Gilmore 1905, 1906; see Fig. 8).

(30) Quadratojugal large, about as large or larger than the squamosal in external lateral view (0) small, largely covered by squamosal and postorbital (1).

This character is as problematic as the preceding one, because of our very incomplete knowledge of and the possibility of misinterpretations in the published accounts on *Utatsusaurus* and *Grippia*. In *Utatsusaurus*, Motani et al. (1998) reconstruct a quadratojugal of quite respectable size with an external lateral exposure similarly large as that of the squamosal. The cheek region of *Grippia longirostris* poses the problems of interpretation already pointed out above. If the interpretation of Maisch (1998b), namely that the so-called "quadrate" is in fact the quadratojugal, was correct, this would mean that the bone traditionally interpreted as a product of fusion between quadratojugal and squamosal in *Grippia* (e. g. Mazin 1981b, 1982) is in fact a large squamosal. The cheek region would in this case be extremely similar to *Parvinatator wapitiensis* (Nicholls & Brinkman 1995) and the quite far-fetched explanation of the unique condition of the cheek in *Grippia* as a product of fusion of two cheek elements (unrecorded in any other ichthyosaur), suggested by Mazin (1981b) would become unnecessary. In this case, *Grippia longirostris* would have to be coded for the derived state of the character (as the allegedly large quadratojugal in *Utatsusaurus* is supposedly primitive). In *Chaohusaurus geishanensis* the quadratojugal and squamosal are quite comparable in size (Maisch in press b; see Fig. 1) and the same appears to be the case in *Wimanius odontopalatus* (Maisch & Matzke 1998a, 1999; see Fig. 2).

In the mixosaurids, information on the cheek region is much more adequate and at least in *Mixosaurus cornalianus* (Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2) and *Contectopalatus atavus* (Maisch & Matzke 1998b; see Fig. 2) its configuration is definitely known. In both these taxa the quadratojugal is a small element and the same appears to be the case in *Phalarodon nordenskioeldii* (Nicholls et al. 1999, although their interpretation of the cheek region of this species appears to us extremely problematic in some points; see Fig. 2).

In *Cymbospondylus* several in part contradictory reconstructions of the cheek region have been presented (Merriam 1908; von Huene 1916; Camp 1980; Sander 1989; Massare & Callaway 1990), but all agree that the quadratojugal is an extensive element, which has been confirmed by personal observation of the Berkeley specimens (Maisch 2000; see Fig. 3). In *Mikadocephalus* (Maisch & Matzke 1997a; pers. obs. of PIMUZ specimens; see Fig. 3) it is clear from the shape and size of the quadratojugal and squamosal (unfortunately not preserved together in articulation in any of the specimens) that the cheek region was similar to *Cymbospondylus* in this respect, and the same holds true for *Besanosaurus* (Dal Sasso & Pinna 1996; pers. obs. of PIMUZ specimens; see Fig. 3).

In the most plesiomorphic post-Triassic taxa, the quadratojugal is still extensively exposed on the lateral surface of the skull in *Temnodontosaurus* (Maisch & Hungerbühler 1997b and in press; see Fig. 4) and on the posterolateral surface of the skull in the leptonectids. In *Suevoleviathan* (Maisch 1998a, in press a; see Fig. 5), the quadratojugal is extensively covered by a long ventral extension of the squamosal and appears to be subdivided at cursory inspection. This is an autapomorphous situation, but clearly represents state 1 as the character was defined above. In *Stenopterygius* (Maisch 1997a; see Fig. 7), *Ophthalmosaurus* (Maisch 1998b; see Fig. 8), *Aegirosaurus* (pers. obs. of SMNS and Munich specimens; see Fig. 8) and *Ichthyosaurus* (Maisch & Matzke 2000b; see Fig. 6) the quadratojugal is almost entirely covered by the postorbital and squamosal, so that little more than the processus quadratus is visible in lateral view. This situation, which, again, might be in some way correlated to the enlargement of the eyes and shortening of the postorbital skull region, is clearly derived. The cheek region is less well known in other post-Triassic ichthyosaurs. In *Platypterygius* the squamosal appears to be entirely lost (Romer 1968; Wade 1984, 1990; see Fig. 9).

(31) Squamosal large, well integrated component of the cheek (0) superficially attached plate easily lost postmortally or entirely lost (1).

As already pointed out in the character discussions above, the cheek region of the most plesiomorphic ichthyosaurs is very problematic in several repects. In *Utatsusaurus hataii* Motani et al. (1998; see Fig. 1) reconstructed a big squamosal, covering about half of the cheek region, which was probably also a major component of this part of the skull. In *Grippia longirostris* the squamosal is either fused to the quadratojugal or even more extensive than envisaged by Wiman (1933) and Mazin (1981b), so that it is certainly a well integrated component of the cheek. In *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b; see Fig. 1) the squamosal is also a large element, tightly sutured to the quadratojugal, and the same is the case in *Parvinatator wapitiensis* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 1).

In the mixosaurids, as best seen in *Contectopalatus atavus* and *Mixosaurus corna-*

lianus (MAISCH & MATZKE 1998b, 2000a, in press a; see Fig. 2) the squamosal is a very extensive element which leaves little room for the quadratojugal along the posteroventral margin of the cheek. It is a large, rectangular plate of bone and is tightly sutured to the supratemporal dorsally and the postorbital anteriorly.

In *Cymbospondylus petrinus*, according to the interpretations of MERRIAM (1908) and VON HUENE (1916) (see also MAISCH 2000 and Fig. 3), the same is true, whereas in *C. buchseri* the squamosal (contra SANDER 1989, the squamosal in his fig. is the dorsal portion of the postorbital) and the quadratojugal are detached from the rest of the skull and lost in the holotype (the postorbital skull segment of *C. buchseri* must therefore have been considerably longer than reconstructed by SANDER 1989, making this species more similar in skull proportions to the type-species, *C. petrinus*). In the type of *Shastasaurus alexandrae* (MERRRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 3) and the complete skeleton (PIMUZ T 4376, Fig. 3) of *Mikadocephalus gracilirostris* and the referred skull of *Besanosaurus leptorhynchus* in the Zürich collection (Fig. 3), the squamosal is still tightly attached to the supratemporal dorsally and the postorbital anteriorly, whereas the quadratojugal is apparently lost. This is the reverse of the situation in many Jurassic ichthyosaur specimens, where the squamosal is easily detached from the rest of the skull (MAISCH 1998b; MAISCH & MATZKE 2000b), whereas the quadratojugal is tightly integrated into the cheek.

In *Temnodontosaurus* (MAISCH & HUNGERBÜHLER 1997b and in press; see Fig. 4) the squamosal is still an extensive bone with a tight sutural contact to the supratemporal and it is never lost from articulated skulls, and the same holds true for the leptonectids and *Suevoleviathan* (MAISCH 1998a, fig. 5). In the latter genus the squamosal is even unusually large because of the development of an extensive ventral flange which overlaps part of the quadratojugal and reaches down to or near to the ventral margin of the cheek (an autapomorphous situation unknown in other ichthyosaurs so far).

In *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius*, *Aegirosaurus* and *Ophthalmosaurus* the squamosal is a very thin, superficial, triangular plate of bone which lacks any strong sutural attachment to the surrounding or underlying skull elements, and is therefore easily lost from or overlooked in even otherwise well preserved and articulated material (MAISCH 1998b; MAISCH & MATZKE 2000b). This situation is characteristic of the derived post-Triassic ichthyosaurs. In *Platypterygius* a separately ossified squamosal has yet to be unequivocally identified, and it may be that the element was entirely lost in this highly derived and stratigraphically youngest ichthyosaur (Fig. 9).

(32) Ramus occipitalis of supratemporal absent or small (0) well developed (1) (MOTANI 1999b, character 22).

(33) Maximum skull length in adult less than (0) or more than 400 mm (1).

This admittedly very simple character has proved to show a reliably constant distribution among well known ichthyosaurs consistent with the topology resulting from the other characters, so it is provisionally included.

Utatsusaurus and *Grippia*, as well as the other Lower Triassic forms (*Parvinatator*, *Thaisaurus*, *Chaohusaurus*) are all obviously relatively small ichthyosaurs with skulls universally smaller than 400 mm total length. The same is true for *Mixosaurus* and *Phalarodon nordenskioeldii*.

In all ichthyosaurs of the shastasaur grade where the skull is at least reasonably well known, *Mikadocephalus*, *Besanosaurus*, *Cymbospondylus*, *Shonisaurus*, *Shastasaurus*, size ranges universally exceed 400 mm, often very considerably. The same is true for all the post-Triassic taxa, not only those included in the phylogeny but also the less well-known genera. There is obviously a trend in ichthyosaur evolution not only to increase the size of the skull with respect to overall body size (as discussed below) but also to increase overall size. This trend reaches its peak first in some of the Triassic forms, namely *Cymbospondylus* and *Shonisaurus*, then in the Lower Jurassic *Temnodontosaurus* and finally in the Cretaceous *Platypterygius*, all animals with overall sizes considerably larger than 6 m. After the evolution of the first ichthyosaur giants in the Middle Triassic, there are no really small ichthyosaurs (comparable to most of the Middle Triassic mixosaurids) anymore.

(34) Interpterygoid vacuities slit-like or absent (0) well developed with medial margin of pterygoid markedly concave (1) (from MAISCH & MATZKE 1997a).

In *Utatsusaurus hataii* the pterygoid is generally similar to that of mixosaurids (VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1997b; 1998b) except for the presence of a well developed transverse flange (see below). There is no indication of large interpterygoid vacuities and the medial margins of the pterygoids are more or less straight. *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 14) possesses similar pterygoids which, however, unlike the mixosaurids, do not cover the basis cranii entirely and do not have a totally straight medial margin. In fact the situation is closely comparable to, e. g. *Shastasaurus* or *Cymbospondylus* in these basal taxa, but different from that in the mixosaurs.

The palate of *Grippia longirostris* is much less well known, but from the available evidence (WIMAN 1933; see Fig. 14) it appears that the pterygoid in this species was quite similar to that of *Utatsusaurus hataii*. Nevertheless, the basis cranii and its relations to the palate are not known in these two forms. A total absence of interpterygoid vacuities, as in the mixosaurids, is also indicated in the little known taxon *Wimanius odontopalatus* (MAISCH & MATZKE 1998a; see Fig. 14).

The shastasaur grade ichthyosaurs (other than *Mikadocephalus*; see Fig. 15) in which the palate is adequately known, namely *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 15), *C. buchseri* (pers. obs. of undescribed PIMUZ material), *Phantomosaurus neubigi* (SANDER 1997; see Fig. 15) and *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 15) show a widely exposed basis cranii and small interpterygoid vacuities, but the palate is still largely closed anterior to the basal plate of the parabasisphenoid.

In *Mikadocephalus gracilirostris* and all post-Triassic taxa, as we already discussed previously (MAISCH & MATZKE 1997a), the interpterygoid vacuities are large, which is reflected, e. g. in the deeply concave medial border of the pterygoid bone. This feature is also shared by *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a; pers. obs. of cast of holotype).

(35) Processus posteromedialis pterygoidei present (0) absent (1) (from MAISCH & MATZKE 1997a).

The processus posteromedialis (a term introduced by MAISCH & MATZKE 1997a) is a peculiar structure on the posterior border of the pterygoid observable only in

Triassic ichthyosaurs. It is a more or less extensive bony flange which extends posteriorly from the point where the ramus quadratus of the pterygoid is attached to the main body of the bone. In *Utatsusaurus hataii* a small but well developed processus posteromedialis is present and this structure is therefore very probably plesiomorphic for ichthyosaurs, as we proposed previously (MAISCH & MATZKE 1997a). It is known in mixosaurids, such as *Contectopalatus atavus* (VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1998b; see Fig. 15), *Phalarodon nordenskioeldii* (NICHOLLS et al. 1999; see Fig. 14) and *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1997b; it should be noted in this context that the small knob-like expansion at the posterior end of the processus posteromedialis observed by us in one particular specimen of the species has not been found in any other specimen so far, and it might be an individual anomaly or pathology instead of a diagnostic character).

In shastasaurid-grade ichthyosaurs, the processus posteromedialis is known in *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 15), *C. buchseri* (pers. obs. of undescribed PIMUZ material) and *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 15). Whereas it is huge in both species of *Cymbospondylus* and extends posteriorly even beyond the level of the condylus occipitalis, it is considerably shorter and also wider in *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; see Fig. 15) but probably broken in the single known specimen. It was suggested by MAISCH & MATZKE (1998b) that the processus posteromedialis was an additional area of attachment for the internal (pterygoideus) adductor musculature.

In *Mikadocephalus gracilirostris* (MAISCH & MATZKE 1997a; see Fig. 15) and in all post-Triassic ichthyosaurs the processus posteromedialis is completely absent.

(36) Processus transversus pterygoidei present (0) absent (1).

In *Utatsusaurus hataii* a well developed, anterolaterally oriented processus transversus pterygoidei is present. In *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 15) this structure is still developed, but less conspicuous than in *Utatsusaurus* and directed rather posterolaterally. There is some indication that a processus transversus was also retained in *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MOTANI 2000; see Fig. 14), but evidence is scanty. The situation remains unclear in other Lower Triassic forms.

In mixosaurids (VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1997b, 1998b; NICHOLLS et al. 1999; see Figs. 14, 15) and *Wimanius odontopalatus* (MAISCH & MATZKE 1998a; see Fig. 14) the posterolateral margin of the pterygoid is gently rounded and a processus transversus is completely absent. The same is the case in *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 15), *Mikadocephalus gracilirostris* (MAISCH & MATZKE 1997a; see Fig. 15), *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a) and all the post-Triassic taxa in which the palate is adequately known.

(37) Pterygoid teeth present (0) absent (1) (MOTANI 1999b, character 44).

(38) Processus postpalatinalis pterygoidei absent (0) present (1) (from MAISCH & MATZKE 1997a).

In all Triassic ichthyosaurs in which the palate is known, with the noteworthy exception of *Cymbospondylus*, *Utatsusaurus* and possibly *Grippia* which retain a well developed transverse flange of the pterygoid, as discussed above, and in the large majority of Jurassic forms, including *Suevoleviathan* and *Eurhinosaurus*, the palatine extends back in the palate along the lateral margin of the pterygoid up to the fenestra subtemporalis, of which it forms the anterior border.

The only exceptions known are *Stenopterygius* (Owen 1881; Godefroit 1993a, 1994; Maisch 1998c; see Fig. 16), and *Ophthalmosaurus* (Gilmore 1905; Andrews 1910; see Fig. 16), in which a posterolateral extension of the pterygoid is present which excludes the palatine from the anterior border of the fenestra subtemporalis. This is here called the processus postpalatinalis pterygoidei (see also Maisch & Matzke 1997a; Maisch 1998a, c; Maisch & Hungerbühler in press). It must be noted that a processus postpalatinalis is also shown by Merriam (1902, pl.13) to be present in *Shastasaurus alexandrae*, but Maisch (2000) has shown that this is incorrect.

(39) Basioccipital peg absent (0) present (1) (Motani 1999b, character 29).

(40) Area extracondylaris of basioccipital extensive (0) strongly reduced (1) (Motani 1999b, character 30).

(41) Basis cranii largely formed by parasphenoid (0) basisphenoid (1) (modified from Maisch & Matzke 1997a).

The structure of the basis cranii remains unknown in *Utatsusaurus* and *Grippia*. In *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b; see Fig. 14) and mixosaurids it is formed largely by the parasphenoid, the basal plate of which extends as a posteriorly produced collar of bone beneath the basioccipital (Maisch & Matzke 1997b). The same is true for the shastasaur-grade ichthyosaurs *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a), *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902; see Fig. 15), *Cymbospondylus buchseri* (pers. obs.), *C. petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 15) and *Phantomosaurus neubigi* (pers. obs.; see Fig. 15). In other Triassic taxa this region of the skull is, if at all, very inadequately known.

The situation in *Callawayia neoscapularis* (McGowan 1994a; pers. obs. of holotype cast) is remarkably different from that in other Triassic forms. Here, the parasphenoid is restricted to the processus cultriformis and a narrow central strip of bone underlying the basisphenoid, which is well ossified. Much the same arrangement is seen in the most basal post-Triassic ichthyosaur *Temnodontosaurus* (Fraas 1913; von Huene 1931b; see Fig. 16).

In the Jurassic ichthyosaurs the basisphenoid, which is still a small ossification in *Mikadocephalus gracilirostris*, situated on the dorsal surface of the parasphenoid (Maisch & Matzke 1997a), has expanded considerably, whereas the parasphenoid contribution to the basis cranii is almost restriced to the formation of the processus cultriformis. There is, in summa, a very basic reorganisation of the basis cranii observable from Middle Triassic to post-Triassic ichthyosaurs.

(42) Carotid foramen unpaired in parasphenoid (0) paired in para- or basisphenoid (1) unpaired in basisphenoid (2) (modified from Maisch & Matzke 1997a).

Of course if the basis cranii is largely formed by the parasphenoid the arteria carotis interna has to enter the cranial cavity through this bone, and this is the situation found in *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b; see Fig. 14), mixosaurids (von Huene 1916, Maisch & Matzke 1997b), *Cymbospondylus buchseri*, *Phanto-*

mosaurus neubigi (Fig. 15) and *Mikadocephalus gracilirostris*. In *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 15) and *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 15) the situation is puzzling, as there is no carotid foramen visible in ventral view of the skull. It is therefore conceivable, that the carotis entered the cranial cavity between the parasphenoid and the basioccipital in these two taxa. Admittedly, preservation of the available specimens is not adequate to make a definite statement on this problem possible.

Whereas the foramen arteria carotis interna posterius is a large, unpaired opening in *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 14) and both *Contectopalatus atavus* (VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1998b; see Fig. 15) and *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1997b), it is paired in all the other Triassic ichthyosaurs known, as it is in most basal tetrapods and amniotes.

From the condition seen in e.g. *Cymbospondylus buchseri* or *Mikadocephalus*, the one displayed uniquely by *Callawayia* in the Triassic and *Temnodontosaurus* among post-Triassic forms can rather easily be derived. In *Temnodontosaurus* the foramen arteria carotis interna posterius is a paired structure, situated on both sides of the very narrow parasphenoid which extends back on the undersurface of the basisphenoid almost to the posterior end. Ossification of the lateral portions of the parasphenoid has been obviously already restricted in *Temnodontosaurus*, but the sagittal portion of the basal plate is still well ossified and thus the foramina are paired. Exactly the same configuration is observable in *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a). In all other post-Triassic ichthyosaurs, namely *Suevoleviathan* (FRAAS 1891), *Eurhinosaurus* (Fig. 16), *Ichthyosaurus* (SOLLAS 1916; MCGOWAN 1973; see Fig. 16), *Stenopterygius* (Fig. 16), *Ophthalmosaurus* (GILMORE 1905; ANDREWS 1910; APPLEBY 1956; see Fig. 16) and *Platypterygius* (WADE 1990) the carotid foramen is an unpaired structure and the parasphenoid has its posterior termination along its anterior margin, being thus almost completely restricted to the processus cultriformis.

(43) Base of processus cultriformis wide, gently grading into basal plate (0) distinctly narrowed, well offset from basal plate (1).

This is another character unknown in *Utatsusaurus*, *Grippia* or any other lower Triassic ichthyosaur, except *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 14), which shows the plesiomorphic state. In the mixosaurids (VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1997b) the rather short processus cultriformis is not clearly set off from the basal plate of the parasphenoid but merges gently and uninterruptedly with it at its posterior termination.

Much the same is observable in *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902; MAISCH 2000; see Fig. 15), *Cymbospondylus buchseri*, *C. petrinus* (Fig. 15) and *Phantomosaurus neubigi* (SANDER 1997; see Fig. 15).

In *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a) and all of the post-Triassic ichthyosaurs in which the parabasisphenoid is known, the processus cultriformis is very slender and clearly set off from the basal plate of the parabasisphenoid (Fig. 15, 16). It is conceivable, but by no means certain from the available evidence, that this is correlated to the size-reduction of the posterior portion of the parasphenoid, which is also found in these taxa. At present it has been regarded as best to retain this character as independent. If it is omitted from the analysis, there is no change in tree topology.

(44) Basis cranii well exposed between pterygoids (0) completely covered by pterygoids (1) (from Maisch & Matzke 1997a, but with inverted polarity).

In *Utatsusaurus hataii* the basis cranii was certainly largely, but not completely covered by the pterygoids and it was probably even more widely exposed in *Grippia longirostris* (Wiman 1933) and certainly in *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b; see Fig. 14). In the mixosaurids, as first demonstrated by von Huene (1916) in *Contectopalatus atavus* and later by Maisch & Matzke (1997b) in *Mixosaurus*, the basis cranii is entirely covered by the pterygoids, which meet each other in the midline for practically their entire length (Fig. 15). The same can be inferred from the shape of the pterygoid described in *Phalarodon nordenskioeldii* (Nicholls et al. 1999; see Fig. 15) and *Wimanius odontopalatus* (Maisch & Matzke 1998a; see Fig. 15). In the ichthyosaurs of the "shastasaur grade", as far as their ventral skull surface is adequately known, the basis cranii is universally well exposed. This is the case in *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a; see Fig. 15), *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902; Maisch 2000; see Fig. 15), *Callawayia neoscapularis* (McGowan 1994a), *Phantomosaurus neubigi* (Sander 1997; see Fig. 15), *Toretocnemus zitteli* (pers. obs. of holotype), *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 15) and *C. buchseri*, and it is of course also the case in all the post-Triassic taxa.

Outgroup comparison shows that the situation in mixosaurids is most probably derived. Neither in basal diapsids (to which ichthyosaurs belong according to current orthodoxy) nor in parareptiles (to which ichthyosaurs are most probably related according to Maisch 1998c and in our own opinion) is the basis cranii ever completely covered by the pterygoids. This state is only found in placodonts and nothosauroid sauropterygians among known diapsids, to which ichthyosaurs are probably not closely related (Motani et al. 1998). It therefore appears safe to assume, that at least some space was left open between the posterior quarters or thirds of the pterygoids (depending on the length of the posteromedial processes) to expose the basis cranii to a level somewhat in front of the basipterygoid articulation in the primitive ichthyosaurian condition. This is suggested by the situation seen in *Utatsusaurus*, *Grippia* and *Chaohusaurus*.

We therefore coded mixosaurids as derived with respect to this character. The only other known ichthyosaur which, from the shape of its pterygoid, clearly approaches the mixosaurid condition is the tantalizingly fragmentary *Wimanius* (Maisch & Matzke 1998a), and it therefore appears now that this animal is more closely related to mixosaurids than assumed by Maisch & Matzke (1998a), at least if character polarity is correctly assessed for this feature.

(45) Coronoid ossification large and laterally flattened (0) very narrow, elongate splint of bone or absent (1).

Utatsusaurus hataii possesses a rather large, laterally flattened coronoid (Motani et al. 1998) which is situated on the medial dorsal surface of the surangular quite in advance of the coronoid eminence. This is taken here as the primitive condition, as rather wide, plate-like coronoid elements are generally found in diadectomorphs, basal diapsids and parareptiles.

In *Mixosaurus cornalianus* the coronoid is already a rather narrow but still plate-like bone, whereas it is unusually large in *Shonisaurus popularis* (Camp 1980, fig. 18 a). In *Mikadocephalus gracilirostris* (Maisch & Matzke 1997a) the coronoid is much reduced to a very elongate and narrow splint of bone. The same is found in the post-Triassic forms *Ichthyosaurus* (McGowan 1973), *Temnodontosaurus* (von Huene 1931b) and *Stenopterygius* (pers. obs. of several specimens in SMNS). In other post-Triassic taxa the coronoid is as yet unknown and it might even have been totally lost in most derived post-Triassic ichthyosaurs.

(46) Angular small in lateral view, only well visible for less than one third of the mandibular length (0) distinctly larger (1).

This is another phylogenetically useful character of the ichthyosaurian mandible, which is otherwise largely of a very uniform build or only shows autapomorphous features. In *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998; see already Shikama et al. 1978; see also Fig. 1) the lateral exposure of the angular is restricted to the posteriormost portion of the mandible and already ends quite a distance posterior to the anterior orbital margin. Particularly the posterodorsal external lamina of the angular, which takes part in the lateral surface proper of the mandible is exceedingly small. In *Grippia longirostris* the same situation is found (Wiman 1929, 1933; Motani 2000; see Fig. 1 contra Mazin 1981b, where it is not clear on what new evidence deviating from Wiman's description his reconstruction of a big angular in fig. 6 is based), as it is also the case in *Parvinatator wapitiensis* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 1) and *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b; see Fig. 1).

In all the mixosaurids the angular is quite comparably small (Fig. 2). In *Mikadocephalus gracilirostris* the posterodorsal external lamina of the angular is also small (Maisch & Matzke 1997a; see Fig. 2) and the contribution of the bone to the lateral mandibular surface is, as shown by the articulated referred specimen in the PIMUZ, almost as restricted as in *Utatsusaurus*. In *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; von Huene 1916; see Fig. 3) and in *C. buchseri* (Sander 1989) the angular is, in contrast, an element of much larger size and its lateral exposure extends well anterior to the orbital margin, as in a Jurassic or Cretaceous ichthyosaur. This is one of the very few features in which *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 3) is more plesiomorphic than other shastasaur-grade ichthyosaurs, except *Shastasaurus alexandrae* (Fig. 3), which has a quite comparable angular (Maisch 2000). *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 3) has a larger angular than *Mikadocephalus*, although it is not as extensive as in *Cymbospondylus*, whereas *Shonisaurus popularis* (Camp 1980) appears to be quite similar to *Cymbospondylus* in this character. The extensive lateral exposure of the angular of *Cymbospondylus* and *Shonisaurus* probably was acquired convergently to the post-Triassic ichthyosaurs, because other characters support a closer relationship of *Mikadocephalus* to the latter.

In all post-Triassic forms the angular is widely exposed and seen as a large element on the lateral mandibular surface. It usually reaches to or beyond the anterior orbital margin. The only exception is, to some extent, *Eurhinosaurus longirostris* (Fig. 5), but only because there the length of the entire mandible is autapomorphously shortened, but relative to the other mandibular bones the angular is as largely exposed on the lateral side of the lower jaw in *Eurhinosaurus* as in other post-Triassic forms.

(47) Articular transversely wide with dorsally deeply concave retroarticular portion (0) transversely narrow (1).

The articular remains unknown or very little known in the Lower Triassic taxa. In the holotype of *Parvinatator wapitiensis* (NICHOLLS & BRINKMAN 1995) there is, however, a long and dorsally curved retroarticular process which has a transversely concave dorsal surface which in all probability is formed by the articular.

In the Middle Triassic taxa *Mixosaurus cornalianus*, *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908) and *Shastasaurus alexandrae* the articular is, despite of the great size difference, of rather uniform shape. It is a transversely wide element with a long, wide and strongly concave retroarticular portion. The same appears to be true for *Phantomosaurus neubigi* (SANDER 1997; pers. obs. of holotype) but as the articular is not completely exposed in the single specimen, there remains some uncertainty.

In *Callawayia neoscapularis* (pers. obs. of cast of holotype), *Mikadocephalus gracilirostris* (MAISCH & MATZKE 1997a), *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980) and all post-Triassic genera in which the articular is known, it is transversely narrow and the retroarticular portion is not deeply concave, instead the dorsal margin is rather straight or only very slightly concave.

(48) Skull/body ratio distinctly less than 1/2 (0) about 1/2 or more (1).

This is another rather grossly defined character which, nevertheless, shows a distribution among well known ichthyosaurs which indicates some phylogenetic relevance. In *Utatsusaurus hataii*, as reconstructed by MOTANI et al. (1998) the skull makes up only little more than one third of the length of the presacral vertebral column. In *Chaohusaurus* the same is true for the larger known specimens. It is clear, that this character is very variable ontogenetically and can only be sensibly applied to mature and fully grown individuals.

In *Grippia longirostris* no complete skeleton is known, and this makes assessment of this character quite difficult. The specimen TMP 89.127.3 previously referred to this genus (BRINKMAN et al. 1992) preserves a considerable part of the postcranial skeleton in articulation up to presacral 30. If one assumes at least 40 presacrals, about the same number as in *Utatsusaurus*, the skull (which is, unfortunately, not completely preserved but the length of which can be roughly estimated) and body show a quite similar ratio. Nevertheless, a re-investigation of the specimen by MOTANI (1998a) makes it appear uncertain whether it was correctly attributed to the genus *Grippia* by BRINKMAN et al. Of the Spitsbergen material none is sufficiently articulated, and so it remains rather uncertain whether *Grippia* is correctly coded with 0 in our data matrix, although from the little evidence available it appears more plausible.

The mixosaurids have large heads which are about half as long as the body, as shown by the numerous well articulated specimens in the PIMUZ, GPIT and SMNS collections. In this character – as in some others, such as the shortening of the postorbital skull and the maxilla – they show surprising convergent resemblance to some of the derived post-Triassic ichthyosaurs.

In the shastasaur-grade ichthyosaurs, particularly *Cymbospondylus* and *Besanosaurus*, the skull is very small if compared to the body, only about one quarter of the presacral length. This is in strongest possible contrast to *Mikadocephalus gracilirostris*, where the skull, as demonstrated by the beautiful articulated skeleton in the PIMUZ, is more than half the length of the presacral vertebral column. As the length of the skull is only about 100 mm less than in the holotype of *Besanosaurus leptorhynchus*, this is certainly not a difference attributable to ontogenetic variation, but a valid distinguishing character of the two genera and, in fact, between *Mikadocephalus* and any of the other well-known “shastasaurs”.

In all post-Triassic ichthyosaurs the skull makes up about one half of the presacral length or more. In the Leptonectidae, with their extremely elongated premaxillary rostrum, the skull is even only a little shorter than the entire body. It is therefore obvious that there is a big proportional difference between the plesiomorphic Triassic forms (except for the uniquely specialised mixosaurids) and the post-Triassic ichthyosaurs and *Mikadocephalus*.

4. 3. Characters of the axial skeleton

(49) Atlas pleurocentrum anteriorly convex (0) deeply concave (1).

In *Utatsusaurus hataii* the pleurocentrum of the atlas is convex on one and concave on the other side (pers. obs.). This suggests that, as in *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 18c) the condylus occipitalis of the basioccipital was concave in this taxon. An anteriorly convex atlas pleurocentrum has also been described by Merriam (1908; see Fig. 18p) in *Shastasaurus*. This is, to some extent, surprising, as the basioccipital in the single known skull of *Shastasaurus alexandrae* appears to be strongly convex (Merriam 1902). The specimen is, however, strongly damaged and it is conceivable that the condylus occipitalis was, indeed, saddle shaped rather than rounded. A saddle-shaped condylus is also present in *Phantomosaurus neubigi* (pers. obs. of holotype).

In the mixosaurids, the condylus occipitalis is strongly convex and the atlas pleurocentrum, which has so far not been described, therefore must be assumed to be deeply concave to form a functional articulation. In this respect the mixosaurids again appear to have developed a trait of more highly derived ichthyosaurs convergently.

In other shastasaur-grade ichthyosaurs, the atlas-axis complex is very inadequately known. The basioccipitals of *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996), *Callawayia neoscapularis* (McGowan 1994a) and *Mikadocephalus gracilirostris* are, however, strongly convex and imply a concave atlantal pleurocentrum, which has also been described in *Shonisaurus popularis* (Camp 1980).

In the post-Triassic taxa, the basioccipital, where known, usually bears a well developed, strongly posteriorly protruding, convex, sometimes almost hemispherical condylus occipitalis and the atlas pleurocentrum is, accordingly, deeply concave anteriorly.

(50) Atlas and axis separated (0) co-ossified in adult (1).

The cervical vertebral column is not very well known in many Triassic ichthyosaurs. Shikama et al. (1978) indicate, that the atlas and axis are separate in *Utatsusaurus hataii* and without evidence to the contrary this must be accepted. In *Grippia longirostris* the situation is again not very clear. The Spitsbergen material does not preserve good cervical remains, but the specimen figured by Wiman (1933, fig. 4) apparently preserves the atlas and axis which seem to be independent from each other. The referred specimen from British Columbia the generic assessment of which was questioned by MOTANI (1998a) shows well separated atlas and axis vertebral centra, so all in all available evidence points to a separate ossification of these elements in *Grippia* as well.

In *Cymbospondylus* the cervical vertebral column is well known in *C. petrinus* (MERRIAM 1908, Fig. 18c), and there the atlas and axis are completely separate, as they are also in *Shastasaurus* (MERRIAM 1908, Fig. 18p). In *Mikadocephalus* the same holds true, and the elements are also described as separate in *Shonisaurus* (CAMP 1980). In mixosaurids there is also no co-ossification of the first cervical vertebrae in either *Mixosaurus* or *Phalarodon* (NICHOLLS et al. 1999). The situation in *Contectopalatus* is unknown, because no cervical material is at present referrable with certainty to this genus.

Even in the most plesiomorphic post-Triassic ichthyosaur known, *Temnodontosaurus*, the atlas and axis are co-ossified in adults (FRAAS 1913) although they are still largely recognisable as individualised elements and are usually separate in juveniles (HAWKINS 1840; see Fig. 19a). The same appears to hold true for the leptonectids and *Suevoleviathan*, although in the latter genus the situation is not particularly clear and could be interpreted differently (MAISCH 1998a). An as yet undescribed, large skull of *Suevoleviathan* in the Berlin collection (MAISCH in press a) indicates, however, that probably all known examples of the genus are juveniles or at maximum subadults and there is no reason to assume that in adults there was no tight co-ossification of the elements as in all other Jurassic ichthyosaurs. In *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* and *Ophthalmosaurus* the atlas and axis are universally co-ossified (Fig. 19g) into a massive block, and in the Cretaceous *Platypterygius* the third cervical centrum is usually included as well (BROILI 1907; KUHN 1957; see Fig. 19b).

(51) Zygapophyses in anterior thoracal neural arches paired (0) unpaired (1).

A feature long noticed in the literature (FRAAS 1891) is the fact, that at least in the cervical and anterior thoracal vertebral column of Triassic ichthyosaurs the zygapophyses are paired with articulatory facets which are inclined with respect to each other, whereas they are unpaired and the articulatory facets are confluent and rather flat in the post-Triassic forms. This feature was first noticed in neural arches ascribed to *Mixosaurus atavus* and nowadays identified as generically and specifically indeterminate mixosaurids (MAISCH & MATZKE 1998b).

In *Grippia longirostris* and *Utatsusaurus hataii* information is, of course, again very scanty, but because the anterior zygapophyses are universally paired in both mixosaurids and shastasaur-grade ichthyosaurs and this is also the case in all basal tetrapods and amniotes we have in this case considered it safe to assume that the plesiomorphic situation is also found in the Lower Triassic taxa.

In mixosaurids the paired zygapophyses are well exposed in many of the beautiful articulated PIMUZ skeletons and in shastasaur-grade ichthyosaurs they have been described e. g. by MERRIAM (1908) for *Shastasaurus* and *Cymbospondylus* (Fig. 18h–i, n–o) and by DAL SASSO & PINNA (1996) in *Besanosaurus*, and they are also present in *Mikadocephalus* and in *Phantomosaurus*. In all post-Triassic ichthyosaurs, including *Temnodontosaurus*, the zygapophyses of the entire vertebral column are simple, unpaired structures and this is interpreted here as an unequivocal synapomorphy of these forms (Fig. 19c-e).

(52) Number of cervical vertebrae less than 10 (0) 10 or more (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

The number of cervical vertebrae is known with some certainty at least for the Lower Triassic taxa *Grippia* and *Utatsusaurus*. WIMAN (1933) assumed that the neck of *Grippia longirostris* was very short and did not include much more than 5 vertebrae. In *Utatsusaurus*, SHIKAMA et al. (1978) found only 7 cervicals as well, and the latest reconstruction of MOTANI et al. (1998) shows about 6–7 cervicals at maximum. The same number is encountered in the articulated specimens of *Mixosaurus* and *Phalarodon* (NICHOLLS et al. 1999) available.

In the ichthyosaurs of the shastasaur grade the neck region is usually much longer, and more than 10 cervical vertebrae are recorded in *Cymbospondylus* (MERRIAM 1908), *Shastasaurus* (MERRIAM 1908) and *Mikadocephalus*. In all the post-Triassic taxa the number of cervical vertebrae is less than 10, usually around 6 or 7, so this is one of the few characters that could support Shastasauridae to be monophyletic. As the outcome of our entire analysis has shown, this character is, however, easily outweighted by the numerous features which connect *Mikadocephalus* more closely to the post-Triassic ichthyosaurs.

(53) Rib articulation in thoracal series predominantly unicipital (0) exclusively bicipital (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

In *Utatsusaurus*, *Grippia* and *Chaohusaurus*, as well as in the mixosaurids the rib articulation of the presacral series is largely unicipital (WIMAN 1933; SHIKAMA et al. 1978; MAZIN 1981b; VON HUENE 1935), except for the cervicals and the region around the sacrum. The same holds true for the shastasaur-grade ichthyosaurs (MERRIAM 1902, 1908; CAMP 1980; SANDER 1989; DAL SASSO & PINNA 1996; see Fig. 18d–g) except that the circumsacral vertebrae are also unicipital in these forms.

In the Jurassic forms, all presacral vertebrae show double articulation facets and all rib heads are clearly subdivided in *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus* and *Platypterygius*. The more primitive genera *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Eurhinosaurus* and *Suevoleviathan* (see e. g. VON HUENE 1922, 1926a, 1931a, b; MCGOWAN 1979; MAISCH 1998a, c; see Fig. 19f) show a somewhat intermediate condition, because although most presacral vertebral centra show clearly subdivided articulatory facets, the rib heads are not bicephalic but the two articulatory facets are connected so that the ribs appear rather holocephalic, and this intermediate stage has also been coded as primitive in the present analysis. The character therefore does not refer to the presence of one or two articulatory facets on the vertebral centra, but to the presence or absence of clearly double-headed ribs.

(54) Anterodorsal rib facets confluent with anterior facet in at least some centra (0) not confluent (1) (MOTANI 1999b, character 101).

(55) Presacral vertebral count less than 50 (0) more than 50 (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

The presacral vertebral count of *Utatsusaurus hataii* is known with certainty. MOTANI et al. (1998) describe about 40 presacral vertebrae (of which 6 or 7 are cervical, as pointed out above). In *Chaohusaurus geishanensis* (MOTANI et al. 1997) the number is also approximately 40, so this presacral vertebral count appears to be primitive for ichthyosaurs. In *Grippia longirostris* the presacral count is not known with certainty from the Spitsbergen material. The specimen described by BRINKMAN et al. (1992) from British Columbia preserves about 40 presacrals and the ribs show a considerable size decrease in the posteriormost preserved segments, so it is very probable that not much more than 40 presacrals were present. The taxonomic assignment of this individual has recently been doubted by MOTANI (1998a). The shape of the scapula and coracoid are, however, much more in agreement with *Grippia* as described by WIMAN (1933) than with *Utatsusaurus* as described and figured by SHIKAMA et al. (1978), so we think that it was probably correctly assigned to *Grippia* by BRINKMAN et al. (1992) and consequently we coded *Grippia* with 0.

In the mixosaurids, complete postcrania are known for the genus *Mixosaurus* (VON HUENE 1935) and the presacral count is somewhat higher than 50 in the specimens examined. The presacral count appears to be identical in *Phalarodon nordenskioeldii* (NICHOLLS et al. 1999), so the mixosaurids show a considerable increase in the number of presacral vertebrae when compared to the Lower Triassic forms.

The Middle to Upper Triassic ichthyosaurs of the shastasaur grade universally have rather high presacral counts, with the one exception of *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908), which only has about 45–50 presacrals and thus comes closest to the plesiomorphic condition on one and the condition in most post-Triassic forms on the other hand. In *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908) 65 presacrals are recorded, *Besanosaurus leptorhynchus* shows 60 presacrals (DAL SASSO & PINNA 1996), whereas *Mikadocephalus gracilirostris* (although the trunk is much shortened in comparison to other shastasaur-grade taxa) has 65 presacrals. In *Shonisaurus popularis* CAMP (1980) only notes that more than 45 presacrals are present, the exact number is, however, apparently unknown, as it is in *Shastasaurus* where MERRIAM (1908) estimated about 50 presacrals to be present.

In the post-Triassic forms the vertebral counts are usually much lower. In the Lower Liassic *Temnodontosaurus platyodon*, VON HUENE (1922) recorded between 43 and 46 presacrals. In the Upper Liassic species *T. trigonodon*, there are between 42 and 46 presacrals according to VON HUENE (1922, 1931a), whereas MCGOWAN (1979) counted 45–49. In *Leptonectes tenuirostris* 47–49 presacrals were counted by MCGOWAN (1974b) and in *Eurhinosaurus longirostris* there are between 40 and 48 according to VON HUENE (1931a). In *Suevoleviathan* (MAISCH 1998a) between 42 and 44 presacrals are recorded. In *Ichthyosaurus* the presacral count has been recorded as between 41 and 44 (VON HUENE 1922). In *Stenopterygius* it usually is around 44–48 (VON HUENE 1922, 1931a). In *Ophthalmosaurus icenicus* the presacral count is around 40 according to ANDREWS 1910, but around 49 according to VON HUENE 1922, which equals the number recorded in *Ophthalmosaurus natans* (MERRIAM 1908). In *Platypterygius platydactylus*, BROILI (1907) found 54 presacral vertebrae, and this is the only post-Triassic ichthyosaur known in which the number of presacrals exceeds 50. This is, most probably, an autapomorphy of *Platypterygius platydactylus* instead of a retained plesiomorphy. In the Australian species *Platypterygius longmani* WADE (1990) recorded only 46 presacrals, which lends support to this hypothesis.

In summa the presacral counts of ichthyosaurs appear to be quite low, although higher than in any primitive terrestrial tetrapod, in the Lower Triassic forms, around 40, then increase considerably to a number around 50 in the mixosaurids and some shastasaur-grade forms, the extreme is reached by *Cymbospondylus*, *Besanosaurus* and *Mikadocephalus*, where the presacral count exceeds 60, whereas in the large majority of post-Triassic taxa the presacral count is between 42 and 49. The very long presacral vertebral colums of *Cymbospondylus*, *Mikadocephalus* and *Besanosaurus* might be viewed as indicative of close relationship. However, at least in the case of *Mikadocephalus* and *Cymbospondylus* the evidence from all regions of the skeleton strongly contradicts this interpretation. The example of *Platypterygius platydactylus* shows, that the number of presacral vertebrae can rapidly and significantly change in ichthyosaurs, even within one genus, and that it is, at best, a very rough guideline for phylogenetic inferences. In our view the very high presacral counts of the aforementioned ichthyosaurs probably only indicate, that these forms have taken the axial undulatory form of locomotion to an extreme, maybe even independently, and it might therefore characterise a certain grade of ichthyosaurian evolution rather than anything else. It is admittedly hard to conceive that the Jurassic forms with presacral counts lower than 50 could be derived from an animal like *Mikadocephalus* with 65 presacral vertebrae. Nevertheless features of the cranial skeleton, girdles and other parts of the vertebral column speak so much in favour of this hypopthesis, that we cannot accept a monophyletic Shastasauridae (which could be based only on few characters, including the elongated neck region and the high presacral count, which are even to some extent correlated features and not even found in all "shastasaurids") as a likely alternative hypothesis.

(56) Posterior dorsal centra shape cylindrical (0) discoidal (1) (MOTANI 1999b, character 97)

(57) Sacral rib(s) bicipital (0) unicipital (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

The condition of the sacral ribs is not definitely known in *Utatsusaurus hataii* but from MOTANI et al.'s illustration (1998) it appears to us as if there were two proximal articulation facets. There are definitely two proximal articulation facets and clearly double headed sacral ribs in both *Grippia longirostris* (WIMAN 1933) and the mixosaurids (VON HUENE 1935).

In all the ichthyosaurs of the shastasaur grade of organization as well as in all post-Triassic forms the single sacral rib is unicipital and there is only one articulatory facet on the sacral vertebral centrum.

(58) Sacral ribs – two distinguishable (0) not distinguishable (1) (MOTANI 1999b, character 104).

(59) Caudal vertebral centra elongated (0) short (1).

In *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI et al. 1998), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b) and *Chaohusaurus geishanensis* (CHEN 1985; MAISCH in press b) the vertebral centra of the caudal vertebral column anterior to the fin region are universally of elongated shape, as long as they are high or longer.

In the mixosaurids, all shastasaurid-grade ichthyosaurs and all post-Triassic forms, the caudal vertebral centra are without exception higher than they are long (Fig. 18 l–m). This is an unambiguous synapomorphy of mixosaurids and more highly derived ichthyosaurs.

(60) Middle caudal processus spinosi distinctly inclined anteriorly (0) vertical or inclined posteriorly (1).

In the middle caudal region, where the caudal peduncle transforms into the tailfin, the processus spinosi of the caudal vertebrae are inclined distinctly anteriorly in primitive Triassic ichthyosaurs. This condition is found in *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI et al. 1998); *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933), and all mixosaurids in which the postcranial skeleton is known.

Among "shastasaurs", *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908) is the only genus which retains this plesiomorphic condition. In *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908), *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996) and *Mikadocephalus gracilirostris* the processus spinosi are already very short in this region and do not distincly slant anteriorly. In all post-Triassic taxa they are vertical or inclined posteriorly or so much reduced that their orientation cannot even be determined.

(61) Processus spinosi in anterior and middle caudal vertebrae very long and slender (0) short and wide (1).

The anterior and middle processus spinosi of the caudal vertebral column (those situated anterior to the tailfin) are remarkably elongate and narrow anteroposteriorly (higher and shorter than the vertebral centrum) in *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI et al. 1998), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933), *Mixosaurus cornalianus* (REPOSSI 1902; MERRIAM 1908; WIMAN 1912; VON HUENE 1935), *Phalarodon nordenskioeldii* (WIMAN 1910; NICHOLLS et al. 1999), *Toretocnemus californicus* (MERRIAM 1908) and *Qianichthyosaurus zhoui* (LI 1999). The only known exception among basal ichthyosaurs is *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b), which nevertheless retains quite high processus spinosi if compared to later forms.

In the shastasaurid-grade ichthyosaurs, they are wider anteroposteriorly and shorter. This is known in *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908), *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908), *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980), *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996) and *Mikadocephalus gracilirostris*. In none of these taxa are the processus spinosi higher than the vertebral centra and they are usually about as long anteroposteriorly as the centra are. The same is true, without exception, for the post-Triassic ichthyosaurs.

(62) Anterior dorsal neural spines normal (0) high and straight (1) (MOTANI 1999b, character 102).

(63) Ossified haemapophyses present (0) absent (1).

In all Triassic ichthyosaurs in which the caudal vertebral column is known, there are ossified haemapophyses present. In no post-Triassic ichthyosaur are there ossified haemapophyses (Fig. 18m). There are, however, cartilaginous haemapophyses present in *Eurhinosaurus longirostris* (VON HUENE 1928, 1931a) and haemapophyseal facets are also known to occur in *Leptonectes* (OWEN 1881), *Ichthyosaurus* (HAWKINS 1840; OWEN 1881), at least some caudals of *Ophthalmosaurus* (ANDREWS 1910) and *Temnodontosaurus* (VON HUENE 1922), so at least cartilaginous haemapophyses must also have been present in these taxa.

In *Suevoleviathan* and *Stenopterygius* (VON HUENE 1922; MAISCH 1998c) not even haemapophysial facets are present and they have never been recorded in any of the Upper Jurassic or Cretaceous forms so it can be safely assumed that in these taxa the haemapophyses were entirely reduced.

(64) Posterior gastralia present (0) absent (1) (MOTANI 1999b, character 105).

(65) Tail as long or longer than the rest of the body (0) distinctly shorter (1).

In *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998) the tail is as long as the skull and body combined and the same is true for *Chaohusaurus geishanensi* (MOTANI et al. 1997). Data are again inadequate for *Grippia longirostris*. In mixosaurids the tail is also at least as long as the body (VON HUENE 1935), so it appears safe to assume that in *Grippia longirostris* the tail was also of very considerable length, particularly as there is not the least indication of a well developed tailfin in this species (WIMAN 1933).

In *Cymbospondylus* the tail is incompletely known (MERRIAM 1908), but from the remaining portions of the caudal vertebral column it is evident that it was also at least as long as the body, as it is in both *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996) and *Mikadocephalus gracilirostris*.

In the Jurassic taxa the tail is also as long as the body or longer in *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Eurhinosaurus* and *Suevoleviathan* (VON HUENE 1922, 1926a), whereas it is distinctly shorter in *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus* and *Platypterygius* (BROILI 1907; VON HUENE 1922; pers. obs.).

(66) No lunate tailfin (0) well developed lunate tailfin (1).

None of the known Triassic ichthyosaurs possesses a well developed lunate tailfin as it is found in the derived post-Triassic taxa. In *Temnodontosaurus* there was probably a tailbend, but it was not very strongly expressed, and the same is apparently true for *Leptonectes* (MCGOWAN 1989a, 1996). Probably the angle of the tailbend amounted to little more than 25° in these two genera. In *Eurhinosaurus* the situation is complicated (RIESS 1986; MCGOWAN 1990). Obviously, as RIESS (1986) demonstrated, several of the specimens of *Eurhinosaurus* have been tampered with during or after preparation and they appear to have originally lacked any indication of a well-developed tailbend. MCGOWAN (1990) later demonstrated, that a tailbend was probably present in *Eurhinosaurus*, but from our personal observations of numerous complete skeletons in the GPIT, SMNS and elsewhere we are certain that it was surely not as considerable as in the more derived taxa and probably did not exceed 25° as well.

In the articulated holotype of *Suevoleviathan disinteger* (VON HUENE 1926a; MAISCH 1998a) a well developed, rather steep tailbend is indicated and there is no evidence that the orientation of the postflexural segment of the tail has been changed during preparation, as there is in most specimens of *Temnodontosaurus* and *Eurhinosaurus* (pers. obs). It therefore appears safe to assume that *Suevoleviathan* (at least as a large animal) had a well-developed tailbend with an angle of more than 30°. In *Stenopterygius*, *Ichthyosaurus*, *Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus* and *Platypterygius* there is undoubtedly a well developed tailbend and all these animals possess a big lunate tailfin superficially reminiscent of that of certain fast swimming sharks and bony fish.

4. 4. Characters of the shoulder girdle and forelimb

(67) Interclavicle shape cruciform (0) triradiate (1) T-shaped (2) (Motani 1999b, character 45).

(68) Clavicle with expanded medial flange (0) slender and narrow medially (1).

The clavicle of basal ichthyosaurs, where known, usually exhibits a strong medial expansion in the form of a bony flange. This feature is known in *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b), *Utatsusaurus hataii* (pers. obs. of cast of holotype), *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 20), *C. buchseri* (Sander 1989) and the mixosaurids.

In all more highly derived ichthyosaurs, the clavicle is slender and rod-shaped medially.

(69) Scapular glenoid and coracoid facets very small (0) enlarged (1).

In the most plesiomorphic ichthyosaurs, the scapula is a wide and short bony plate with small facets for the glenoid and contact with the coracoid situated on a narrow bony peduncle. This situation is found in *Utatsusaurus hataii* (Shikama et al. 1978), *Grippia longirostris* (Wiman 1933; see Fig. 20), *Mixosaurus cornalianus* (Repossi 1902; Wiman 1912; von Huene 1916; see Fig. 20) and *Phalarodon nordenskioeldii* (Nicholls et al. 1999; see Fig. 20). In all these taxa the contact surfaces are only about one fifth to one quarter of the greatest anteroposterior scapular length.

In the ichthyosaurs of the shastasaur grade, the contact surfaces for the coracoid and humerus are distinctly enlarged and not as clearly set off from the main body of the bone as they are in primitive forms. The only exceptions are *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 20) and *C. buchseri* (Sander 1989), where the contact surfaces are also only about one quarter of the greatest anteroposterior scapular length.

In *Shastasaurus* (Merriam 1902, 1908; see Fig. 21), *Californosaurus* (Merriam 1908; see Fig. 21), *Besanosaurus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 20) and *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 21) the contact surfaces are about one third or more of the greatest anteroposterior scapular length.

Because of the distinctly different shape of the scapula in post-Triassic ichthyosaurs, the contacts for coracoid and humerus in these forms amount to more than one half of the greatest anteroposterior length of the bone (Fig. 22).

(70) Anterior scapular process distinct and large (0) reduced or absent (1).

In the most plesiomorphic ichthyosaurs, a large portion of the scapula extends anterior to the contact surfaces for the coracoid and humerus, which are situated on a well-offset peduncle. This part of the scapula is here referred to as the anterior process. In *Utatsusaurus hataii* (Shikama et al. 1978), *Grippia longirostris* (Wiman 1933; see Fig. 20) and the mixosaurids (Wiman 1910, 1912; von Huene 1916; see Fig. 20) this anterior process is extensive and about as long as the posterior process (postglenoidal portion) of the scapula.

Among the shastasaur-grade ichthyosaurs, only *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 20) and *C. buchseri* (Sander 1989) retain an anterior process of respectable size, albeit already only about half as long as the posterior process (which is autapomorphously enlarged into a blade-like structure in *Cymbospondylus*). In *Shastasaurus* (MERRIAM 1902, 1908; see Fig. 21) and *Shonisaurus* (McGOWAN & MOTANI 1999; see Fig. 21) only a small anterior flange of the scapula is retained, which is even completely absent in *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996; see Fig. 20), *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908; see Fig. 21), *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 21) and *Callawayia neoscapularis* (McGOWAN 1994a; see Fig. 21).

None of the Jurassic or Cretaceous ichthyosaurs retains an anterior flange of the scapula (Fig. 22).

(71) Posterior scapular process distinct and large (0) reduced, middle portion of scapula transformed into elongate blade (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

In the primitive forms *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; see Fig. 20) and the mixosaurids (VON HUENE 1916; see Fig. 20) the postglenoidal part of the scapula is, as the anterior portion of the bone, drawn out into a posterior plate-like process. The same is found in *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 20) and *C. buchseri* (SANDER 1989), where it is, autapomorphously, transformed into a blade-like structure with a straight lateral margin which meets the lateral margin of the anterior process in an oblique angle (in all other Triassic ichthyosaurs the lateral margin of the scapula is rounded or straight). In the other "shastasaurs", the posterior process is still present but not as large as in *Cymbospondylus*, instead, the scapula is transformed into a rather equidimensional element in typical *Shastasaurus* (MERRIAM 1902, 1908; see Fig. 21), *Californosaurus* (MERRIAM 1908; see Fig. 21), *Besanosaurus* (DAL SASSO & PINNA 1996; see Fig. 20) and *Mikadocephalus* (Fig. 21). The posterior margin of the scapula in all these forms is more or less deeply concave as a sign of reduction of the posterior process. In *Callawayia neoscapularis* (McGOWAN 1994a; see Fig. 21) and *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980; McGOWAN & MOTANI 1999; see Fig. 21) the reduction of the posterior process is almost completed. In the post-Triassic forms the anterior process is also completely reduced, all that remains of the scapula is the elongate, blade-like middle portion of the original element. This has a superficial resemblance to the scapula of terrestrial tetrapods, but, in fact, is the product of a long morphological transformation from the element of the *Utatsusaurus-Mixosaurus* type, which can be followed through the evolution of the "shastasaur" shoulder girdle almost step by step. This type of scapula is found in all Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs and this again indicates that the little known "shastasaur" *Callawayia neoscapularis* (which certainly, as discussed below, merits to be put into a genus of its own) might be even closer to the origin of the Jurassic ichthyosaurs than *Mikadocephalus* or *Californosaurus*.

(72) Glenoid and scapular facets of coracoid very small (0) enlarged (1).

As the glenoid and coracoidal facets of the scapula, the scapular and glenoidal facets of the coracoid are very short in relation to the entire length of the bone and situated on a distinctly offset peduncle in the most primitive ichthyosaurs. The condition is known in *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978), *Grippia longirostris*

(Wiman 1933; see Fig. 20) and the mixosaurids (Wiman 1910, 1912; von Huene 1916; see Fig. 20). The coracoid peduncle is only one fifth to one quarter of the anteroposterior length of the entire element.

In the shastasaur-grade ichthyosaurs, the facets occupy a much larger portion of the medial margin of the coracoid and are not clearly offset from the rest of the bone. This is already the case in *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 20) and *C. buchseri* (Sander 1989), where the length of the facets amounts to approximately one third of the length of the entire element. In the more derived "shastasaurs" *Californosaurus* (Merriam 1908; see Fig. 21), *Shastasaurus* (Merriam 1902, 1908; see Fig. 21), *Besanosaurus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 21), *Mikadocephalus* (Fig. 21) and *Shonisaurus* (Camp 1980; see Fig. 21) they amount to about half the length of the element, and the same is true for the post-Triassic ichthyosaurs in general (Fig. 22).

(73) Coracoid with well rounded medial margin (0) with straight medial symphysis at least in adults (1).

In the largest majority of Triassic taxa the medial margin of the coracoid is well rounded. This is seen in *Utatsusaurus hataii* (Shikama et al. 1978), *Grippia longirostris* (Wiman 1933; see Fig. 20), *Mixosaurus cornalianus* (Wiman 1912; von Huene 1916; see Fig. 20), *Phalarodon nordenskioeldii* (Nicholls et al. 1999; see Fig. 20), *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 20), *C. buchseri* (Sander 1989), *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902; see Fig. 21), *Californosaurus perrini* (Merriam 1908; see Fig. 21), *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 20) and *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 21). The single exception is *Toretocnemus zitteli* (Merriam 1908), in which the coracoids form a distinct medial symphysis.

In *Callawayia neoscapularis* (McGowan 1994a; see Fig. 21) the medial margin of the coracoid is already quite straight, except for the middle portion, and in *Shonisaurus popularis* (Camp 1980; see Fig. 21) it is practically entirely straight so that the two elements form a long sagittal symphysis. This latter condition is universally found in adult post-Triassic ichthyosaurs (in juveniles the coracoids usually retain a rounded shape, Johnson 1979; Hungerbühler 1991).

(74) Coracoid with anterior extension longer than posterior one (0) with reduced anterior extension (1).

The preglenoidal portion of the coracoid is much longer than the postglenoidal portion in *Utatsusaurus hataii* (Shikama et al. 1978), *Grippia longirostris* (Wiman 1933; see Fig. 20) and the mixosaurids (Wiman 1912; von Huene 1916; see Fig. 20).

In the "shastasaurs", including *Cymbospondylus petrinus* and *C. buchseri* (Merriam 1908; Sander 1989; see Fig. 20), the anterior extension of the coracoid is just somewhat larger at maximum than the postglenoidal portion, in *Californosaurus* (Merriam 1908; see Fig. 21) it is distinctly smaller, whereas in *Shastasaurus* (Merriam 1902, 1908; see Fig. 21), *Besanosaurus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 20), *Mikadocephalus* (Fig. 21) and *Shonisaurus* (Camp 1980; see Fig. 21) it is about the same size or even somewhat larger. Despite this variation the condition in shastasaurs is always widely different from that in the primitive forms.

In the post-Triassic ichthyosaurs the postglenoidal portion of the coracoid is universally larger than the much reduced anterior extension (Fig. 22).

(75) Humerus with well differentiated and offset caput humeri (0) without well differentiated head (1).

The most primitive ichthyosaurs known universally possess humeri with a well differentiated and clearly offset caput humeri of almost terrestrial type, as it is most excellently demonstrated in *Mixosaurus cornalianus* (MAISCH & MATZKE 1998c; see Fig. 24). The humeri of *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; see Fig. 24), *Utatsusaurus hataii* (MOTANI 1997a; see Fig. 24) and *Chaohusaurus geishanensis* (MOTANI & YOU 1998a, b; MOTANI 1999a; see Fig. 24) are principally similar. Of course the caput humeri is only well differentiated in adult animals (MAISCH & MATZKE 1998c; MOTANI & YOU 1998a).

All the shastasaurs, including *Cymbospondylus*, lack a well defined offset caput humeri at the proximal end of the humerus, and the same is true for the post-Triassic ichthyosaurs (Figs. 25–29).

(76) Humerus without (0) with well developed (1) secondarily reduced anterior flange (2) (from MOTANI 1998b).

The so-called anterior flange of the humerus is an autapomorphy of all ichthyosaurs, except *Thaisaurus* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 24), not found in other tetrapods, with the exception of the Hupehsuchia (CARROLL & DONG 1991).

It is fully retained in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI 1997a, 1998b, 1999a; see Fig. 24), *Chaohusaurus geishanensis* (MOTANI & YOU 1998a, b; see Fig. 24), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 1998b; see Fig. 24), *Isfjordosaurus minor* (WIMAN 1910; see Fig. 36 g-h), the mixosaurids *Mixosaurus* (MAISCH & MATZKE 1998c; see Fig. 24), *Phalarodon* (WIMAN 1910; NICHOLLS et al. 1999; see Fig. 25) and *Contectopalatus* (pers. obs. of specimen in SMNS), and in *Rotundopteryx hulkei* (WIMAN 1910; see Fig. 36 i-j), where the humerus has a convex anterior border. The single, very noteworthy exception is *Thaisaurus chonglakmanii* which lacks an anterior flange entirely (MAZIN et al. 1991; see Fig. 24).

The anterior flange is still distinctly present, although notched or concave anteriorly, in all the other Triassic shastasaur-grade taxa, including *Cymbospondylus* (MERRIAM 1908; SANDER 1989; see Fig. 25), *Shastasaurus* (MERRIAM 1902, 1908; see Fig. 25), *Shonisaurus* (CAMP 1980; see Fig. 25), *Besanosaurus* (DAL SASSO & PINNA 1996; see Fig. 25), and *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a; see Fig. 26). In *Mikadocephalus gracilirostris* the entire humerus is very modified into an almost round structure which is wider than long and has a convex anterior margin (WIMAN 1910; pers. obs. of PIMUZ specimens; see Figs. 25, 36 b, e). This is quite certainly an autapomorphous feature of the genus.

In *Hudsonelpidia brevirostris* (MCGOWAN 1995; see Fig. 26) and *Macgowania janiceps* (MCGOWAN 1996a; see Fig. 26), the anterior flange is almost entirely reduced and the humerus has a distinct shaft, as it is the case in all the post-Triassic genera in which the humerus is known (Figs. 26–29).

(77) Anterior margin of humerus straight, convex or with small central notch (0) markedly concave (1).

This character is not directly correlated to the presence or absence of the anterior flange, because in several taxa, such as *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 25), the anterior flange is well developed but the anterior margin of the humerus is nevertheless clearly concave.

In the most basal ichthyosaurs the anterior margin of the humerus is strongly convex or has a small central notch at maximum. The single exception – again – is *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 24). In *Utatsusaurus* (Fig. 24), *Chaohusaurus* (Fig. 24), *Grippia* (Fig. 24), the mixosaurids (Figs. 24–25) and all shastasaur-grade ichthyosaurs, with the exception of *Cymbospondylus petrinus* (Fig. 25), including *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a; see Fig. 26), the primitive condition is retained. The only Triassic ichthyosaurs which show the derived condition are *Hudsonelpidia* (MCGOWAN 1995; see Fig. 26) and *Macgowania* (MCGOWAN 1996a; see Fig. 26). All Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs universally show the derived condition (Figs. 26–29).

(78) Humerus without or with incipient trochanter dorsalis (0) with well developed trochanter dorsalis (1).

The trochanter dorsalis (JOHNSON 1979), an additional area of muscle attachment found universally in Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs (in the latter it is extremely conspicuously developed) is a structure not seen in the most primitive ichthyosaurs, *Utatsusaurus*, *Grippia*, *Chaohusaurus* or the mixosaurids (MOTANI 1997a, 1998b, 1999a; MOTANI & YOU 1998a, b; MAISCH & MATZKE 1998c). In the shastasaurs the dorsal surface of the largely flattened and plate-like humerus also shows little differentiation and there is no structure really comparable to the trochanter dorsalis (MERRIAM 1908; MOTANI 1999a), which therefore is a valid autapomorphy of the post-Triassic ichthyosaurs.

The only taxon in which a trochanter dorsalis might have been present – in this case certainly convergently – is *Toretocnemus zitteli* (MERRIAM 1903, 1908; see Fig. 25). The preservation of the single known specimen is, however, not very good and the humerus hard to interpret. There is, nevertheless, a distinct swelling on the dorsoproximal side and *Toretocnemus* has therefore been coded with a 1 for this character.

(79) Facet for radius on humerus distinctly larger than ulnar facet (0) of subequal size (1).

The primitive state for this character is shown by *Utatsusaurus hataii* (MOTANI 1997a, 1998b; see Fig. 24), *Chaohusaurus geishanensis* (MOTANI & YOU 1998a, b; see Fig. 24), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 1998b; see Fig. 24), the mixosaurids (e. g. MAISCH & MATZKE 1998c; see Figs. 24–25) and all the shastasaur-grade ichthyosaurs (Figs. 25–26), with the exceptions of *Toretocnemus zitteli* (MERRIAM 1903, 1908; see Fig. 25) which has the radial and ulnar facets almost equal in size, and *Mikadocephalus gracilirostris* (Figs. 25, 36b, e) in which the same appears to be the case.

(80) Distal end of humerus as wide as proximal end (0) enlarged with large radial facet (1) (from MOTANI 1998b).

This character is somewhat corellated to the preceding one, as this is probably a second evolutionary step in a transitional series – distal end of humerus narrow with small radial facet, distal end wide with very large radial facet, distal end wide with large radial and ulnar facet subequal in size. This is, however, an a posteriori inference from the phylogeny resulting from our analysis and we therefore decided to keep the two characters independent.

The primitive state is only found in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI 1997a, 1998b; see Fig. 24) and *Isfjordosaurus minor* (WIMAN 1910; see Fig. 36 g-h), all other known ichthyosaur humeri correspond to the derived state (see MOTANI 1999a for a review).

(81) Humerus and zeugopodium as long or longer than manus (0) manus longer (1) (from MOTANI 1998b).

The plesiomorphic state for this character is only known to occur in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI 1997a, 1998b; see Fig. 24). In all other ichthyosaurs in which the forefin is known, the length of the manus exceeds that of pro- and zeugopodium combined.

(82) Radius and ulna of elongate terrestrial shape (0) distinctly shortened (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

The zeugopodial forelimb elements retain an essentially "terrestrial" elongate configuration with long diaphyses in the Lower Triassic taxa *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI 1997a, 1998b; see Fig. 24), *Chaohusaurus geishanensis* (MOTANI & YOU 1998a, b; see Fig. 24), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; MOTANI 1998b; see Fig. 24), *Parvinatator wapitiensis* (NICHOLLS & BRINKMAN 1995; see Fig. 24) and *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 24).

Already in the mixosaurids the radius and ulna are much shortened and have lost a long and elongate diaphysis (REPOSSI 1902; WIMAN 1910, 1912; VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1998c; NICHOLLS et al. 1999; see Figs. 24–25), a trend which is only carried further in the shastasaur-grade and post-Triassic ichthyosaurs (Figs. 25–29).

(83) Radius/ulna relative size nearly equal (0) ulna much larger than radius (1) (MOTANI 1999b, character 64).

The derived state for this character is uniquely shown by the two Upper Triassic taxa *Callawayia neoscapularis* (MCGOWAN 1994a; see Fig. 26) and *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980; MCGOWAN & MOTANI 1999; see Fig. 26). Even though it is a potential synapomorphy of the two, other skeletal characters indicate that it was possibly acquired convergently, as shown by the topology of the cladogram.

(84) Big spatium interosseum between radius and ulna present (0) only foramen or absent (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

In the Lower Triassic forms, the mixosaurids and even the "shastasaurs", the radius and ulna retain a distinct shaft region, although, particularly in the latter group, it might be very short. Therefore a considerable spatium interosseum remains open between the two zeugopodial elements. In the post-Triassic taxa, radius and ulna contact each other for their entire length and the spatium interosseum is completely closed or, at maximum, as in *Leptonectes tenuirostris* (MCGOWAN 1974a, 1989b; GODEFROIT 1992; see Fig. 27) a small foramen interosseum remains open.

(85) Posterior margin of ulna concave (0) convex or straight (1) (MOTANI 1999b, character 62).

(86) Anterior margin of radius concave (0) with notch or straight (1) (MOTANI 1999b, character 59).

(87) Proximal end of ulna much narrower than distal end (0) about equal in width (1).

In most basal ichthyosaurs, the proximal end of the ulna is distinctly narrower than the distal end. This is definitely the case in *Utatsusaurus*, *Grippia*, *Chaohusaurus* and *Parvinatator*. The width of the distal end is already somewhat reduced, but still more considerable than the proximal width, in the mixosaurids. In all more highly derived ichthyosaurs the proximal and distal margins of the ulna are about equal in width.

(88) Forefin primitive pentadactyl (0) first digit reduced (1) (from MOTANI 1999a).

This character was first pointed out by MOTANI (1999a). *Utatsusaurus*, *Chaohusaurus*, *Grippia*, *Thaisaurus* and *Parvinatator*, as well as the mixosaurids *Mixosaurus* and *Phalarodon* all retain the basic structure of a primitively pentadactyl tetrapod autopodium. The number of fingers decreases, however, to three or four in the shastasaurs, and this is most probably brought about by a reduction of the first, and in some forms probably the fifth digit. The first digit must also be reduced in the basal post-Triassic ichthyosaurs which, as *Temnodontosaurus*, *Eurhinosaurus*, *Leptonectes* or *Suevoleviathan* demonstrate, have at maximum three or four primary fingers. It is therefore clear that the reduction of the first digit is a valid synapomorphy of "shastasaurs" and post-Triassic forms.

(89) Forefin without accessories postaxial to fourth finger (0) with accessory digits postaxial to fourth finger (1).

In *Utatsusaurus*, *Chaohusaurus*, *Grippia* and probably *Thaisaurus* only five digits are present in the forefin. In *Mixosaurus cornalianus* and *Parvinatator* a very small additional (sixth) postaxial accessory, usually only represented in adults by a small neomorph distal to the pisiform, is present (NICHOLLS & BRINKMAN 1995; MAISCH & MATZKE 1998c; see Fig. 24), which in *Phalarodon nordenskioeldii* has transformed into a veritable accessory postaxial finger (WIMAN 1910; NICHOLLS et al.1999; see Fig. 25).

In the “shastasaurs”, as far as their fins are known (Figs. 25–29), there is no indication of any accessory fingers being developed, instead, the number of fingers is usually reduced to three and there is no reason to assume that these are not homologous to some of the primary digits, most probably digits 2–4.

In the post-Triassic forms, the most plesiomorphic genus, *Temnodontosaurus* (Fig. 26), shows three primary digits in the forefin and one postaxial accessory. This, taken together with the tridactyl forelimb prevailing in the shastasaurs, renders it plausible that the fourth postaxial finger often seen in *Temnodontosaurus* is a neomorph and that post-Triassic ichthyosaurs had only three primary fingers in the grundplan, a condition inherited from their shastasaur-grade ancestors. This, of course, means that all the additional digits displayed by the more highly derived post-Triassic ichthyosaurs – four to five in *Leptonectes* (Fig. 27), four and very rarely five in *Eurhinosaurus* (Fig. 27), four to five in *Suevoleviathan* (Fig. 27), five in *Stenopterygius* (Fig. 27), more than five in *Ichthyosaurus* (Fig. 27), *Ophthalmosaurus* (Fig. 28), *Platypterygius* (Fig. 29), *Brachypterygius* (Fig. 29), *Caypullisaurus* (Fig. 28), *Aegirosaurus* (Fig. 27) – are neomorphs which are not homologous to the primary fingers of the pentadactyl Lower Triassic and Middle Triassic forms.

The acquisition of at least one postaxial neomorph posterior to the fourth finger is a clear synapomorphy of all post-Triassic ichthyosaurs.

(90) Forefin primitive pentadactyl or with subnormal number of primary fingers (0) at least one accessory neomorphous postaxial digit additional to five primary fingers (1).

As discussed above, all ichthyosaurs either retain the primary number of five fingers, or they reduce their primary fingers and any additional ones have to be interpreted as secondary neomorphs. The only exception to this are *Parvinatator* (Fig. 24) and the mixosaurids *Mixosaurus* and *Phalarodon* (Fig. 24, 25), which, as mentioned above, develop an additional sixth digit posterior to the original five digits. Although the same condition has been assumed to be present in *Contectopalatus* (VON HUENE 1916) there is as yet no evidence in support of this hypothesis.

(91) Forefin without (0) with well developed preaxial accessory fingers (1).

In addition to postaxial accessories, preaxial accessories occur in some of the derived post-Triassic forms. These include *Brachypterygius* (BOULENGER 1904; VON HUENE 1922; MCGOWAN 1997b; see Fig. 29), *Ophthalmosaurus* (MCGOWAN 1997b; see Fig. 28), *Caypullisaurus* (MOTANI 1999a; see Fig. 28) and *Platypterygius* (e. g. BROILI 1907; KUHN 1946; MCGOWAN 1972a; WADE 1984, 1990; see Fig. 29).

This feature constitutes a valid synapomorphy of these four genera not encountered in any other known ichthyosaur, except *Stenopterygius* where it is a rare anomaly (pers. obs.).

(92) Manual phalangeal count 5 or less (0) seven or more (1) (MOTANI 1999b, character 77).

(93) Pisiform about as large as ulnare (0) much smaller or absent (1).

In the most basal ichthyosaurs in which the forefins are well known, the pisiform is a large element which is about the same size as the ulnare. This situation is found in *Utatsusaurus*, *Grippia*, *Chaohusaurus* and *Parvinatator*, the situation in *Thaisaurus* is unknown. The mixosaurids also retain the primitive condition, as is demonstrated by the forefins of *Mixosaurus* (Maisch & Matzke 1998c; see Fig. 24) and *Phalarodon* (Wiman 1910; see Fig. 25). In all more highly derived ichthyosaurs, the pisiform is either much smaller than the ulnare, or it has been lost and is entirely absent.

(94) Zeugo- to autopodial elements flattened and plate-like (0) strongly thickened (1).

In most known ichthyosaurs the autopodial elements of the fore- and hindfins are, even if completely three-dimensionally preserved, much thinner than their maximum diameter. In the four derived post-Triassic genera *Ophthalmosaurus* (Andrews 1910; see Fig. 28), *Platypterygius* (Broili 1907; McGowan 1972a; Wade 1990; see Fig. 29); *Brachypterygius* (Boulenger 1904; see Fig. 29) and *Caypullisaurus* (Fernández 1997, 1998; see Fig. 28) the zeugo- to autopodial elements of the fins are greatly thickened, sometimes thicker than their maximum diameter, a situation not found in any other ichthyosaur.

(95) Distal carpal I much smaller than distal carpal V or absent (0) of similar size or larger (1).

In the forefins of *Mixosaurus* (Maisch & Matzke 1998c; see Fig. 24) and *Phalarodon* (Wiman 1910; see Fig. 25) the distal carpal 1 is very large, much larger or at least as large as the metacarpal 5. In the more primitive forms, such as *Utatsusaurus* and *Grippia*, the reverse is the case (Fig. 24), whereas the distal carpal 1 is lost in all the more highly derived ichthyosaurs. This character therefore appears to constitute a mixosaurid autapomorphy, yet it remains unknown in *Contectopalatus*.

(96) Distal carpals II-III much smaller than distal carpal IV (0) of comparable size (1).

In *Utatsusaurus* (Motani 1997a; see Fig. 24), *Grippia* (Motani 1998b; see Fig. 24), *Parvinatator* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 24), *Chaohusaurus* (Motani & You 1998a, b; see Fig. 24) and the mixosaurids, the distal carpals 2–3 are distinctly smaller than the fourth distal carpal. The situation remains unknown in *Thaisaurus*. In all more derived ichthyosaurs in which the situation is known, the three remaining distal carpals 2–4 are of comparable size. In Triassic forms this condition is present in *Toretocnemus* (Merriam 1908; see Fig. 25), *Qianichthyosaurus* (Li 1999), *Callawayia* (McGowan 1994a; see Fig. 26), *Shonisaurus* (Camp 1980; see Fig. 26) and *Macgowania* (McGowan 1991, 1996a; see Fig. 26). Unfortunately it remains unknown in all other forms, which lack completely articulated forefins.

(97) Metacarpale I cylindrical (0) semilunate or rounded (1) (modified from Motani 1998b).

The primitive state for this character is among known ichthyosaurs exclusively recorded for *Utatsusaurus hataii* (Motani 1997a, 1998b; see Fig. 24) and *Parvinatator wapitiensis* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 24). In all other Lower Triassic to post-Triassic ichthyosaurs in which the first metacarpal is known, it is of either semilunate shape with a rounded anterior margin or completely rounded or rectangular.

(98) Metacarpals II-IV of elongate cylindrical shape (0) rounded (1)

In *Utatsusaurus hataii* (Motani 1997a; see Fig. 24), *Grippia longirostris* (Motani 1998b; see Fig. 24), *Chaohusaurus geishanensis* (Motani & You 1998a, b; Maisch in press b; see Fig. 24), *Thaisaurus chonglakmanii* (Mazin et al. 1991; see Fig. 24) and *Parvinatator wapitiensis* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 24), the metacarpal bones are very elongated, cylindrical elements with a long diaphysis. They are still longer than wide in the mixosaurids, but there they are already distinctly shortened, without a long shaft and also more flattened than in the Lower Triassic forms.

This trend is carried further in the "shastasaurs" and post-Triassic forms, where the metacarpals are rather equidimensional elements which lose their individuality and are hardly distinguishable other than by size from the carpals and phalanges.

(99) Metacarpal V with convex (0) straight or concave posterior margin or absent (1)

In basal ichthyosaurs, the fifth metacarpal has a distinctly convex posterior margin. This is the case in *Utatsusaurus* (Motani 1997a; see Fig. 24), *Grippia* (Motani 1998b; see Fig. 24), *Chaohusaurus* (Motani & You 1998a, b; Maisch in press b; see Fig. 24), *Parvinatator* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 24) and the mixosaurids *Mixosaurus* (Maisch & Matzke 1998c; see Fig. 24) and *Phalarodon* (Wiman 1910; see Fig. 25). In all more derived ichthyosaurs, the fifth metacarpal has a straight or concave posterior margin, or it is entirely lost, together with digit 5.

(100) Metacarpal V much larger than distal carpal IV (0) smaller or absent (1).

In the lower Triassic ichthyosaurs *Utatsusaurus* (Motani 1997a; see Fig. 24), *Grippia* (Motani 1998b; see Fig. 24), *Chaohusaurus* (Motani & You 1998a, b; see Fig. 24) and *Parvinatator* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 24) the fifth metacarpal is considerably larger than the distal carpal 4. Already in the mixosaurids *Mixosaurus* (Maisch & Matzke 1998c; see Fig. 24) and *Phalarodon* (Wiman 1910; see Fig. 25), the fifth metacarpal is of comparable size to distal carpal 4. In all more highly derived ichthyosaurs, the fifth metacarpal is equally small or it is lost entirely (Figs. 25–29)

(101) Distal manual elements elongate (0) rounded (1) (from Motani 1998c).

In *Utatsusaurus hataii*, the distal phalanges of the manus retain perichondral ossification and are still notched (Motani 1997a, 1998b; see Fig. 24), as it is also the case in *Chaohusaurus* (Maisch in press b; see Fig. 24) whereas they are rounded in *Grippia* (Motani 1998c; see Fig. 24), *Parvinatator* (Nicholls & Brinkman 1995; see Fig. 24) and *Mixosaurus* (Maisch & Matzke 1998c, Fig. 24), as well as all the more highly derived ichthyosaurs in which the forefins are known complete enough.

(102) Proximal manual phalanges elongate or hourglass shaped (0) rounded or rectangular (1).

In *Utatsusaurus* (MOTANI 1997a; see Fig. 24), *Parvinatator* (NICHOLLS & BRINKMAN 1995; see Fig. 24), *Chaohusaurus* (MOTANI & YOU 1998a, b; see Fig. 24) and *Grippia* (MOTANI 1998b; see Fig. 24) the proximal phalanges are much elongated and longer than wide. Already in the mixosaurids (REPOSSI 1902; WIMAN 1910, 1912; MAISCH & MATZKE 1998c; NICHOLLS et al. 1999; see Figs. 24, 25) the proximal phalanges are much shortened, but most still retain a distinct hourglass shape with anterior and posterior notches (those of fingers II-V) and the same is found in *Toretocnemus* (MERRIAM 1903, 1908; see Fig. 25) and *Qianichthyosaurus* (LI 1999).

In all other ichthyosaurs where the proximal phalanges are known, they are of rectangular or rounded shape (see MOTANI 1999a for a review, Figs. 25–29).

4.5. Characters of the pelvic girdle and hindlimb

(103) Pelvis tripartite (0) bipartite with ischiopubic plate (1) (from GODEFROIT 1993a).

The pelvic girdle of plesiomorphic ichthyosaurs is universally tripartite. This is well established in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Fig. 30), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b; see Fig. 30), *Phalarodon nordenskioeldii* (WIMAN 1910; VON HUENE 1916, NICHOLLS et al. 1999; see Fig. 30), *Mixosaurus cornalianus* (WIMAN 1912), *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 31), *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 30; the pelvic girdle is unknown in *C. buchseri*), *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1908), *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908; see Fig. 31), *Toretocnemus californicus* (MERRIAM 1903, Fig. 30), *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980; see Fig. 31), *Temnodontosaurus trigonodon* (VON HUENE 1922; MCGOWAN 1996c; see Fig. 31) and *T. platyodon* (HAWKINS 1840), *Eurhinosaurus* (VON HUENE 1922, 1928, 1931a; see Fig. 32), *Leptonectes* (MCGOWAN 1974a; 1989; 1996b, c; see Fig. 32), *Suevoleviathan* (VON HUENE 1926a; MAISCH 1998a; see Fig. 32) and *Ichthyosaurus* (HAWKINS 1840; OWEN 1881; VON HUENE 1922; MCGOWAN 1974b; see Fig. 32). In *Stenopterygius* (FRAAS 1891; WIMAN 1921; VON HUENE 1922, 1931a; see Fig. 32), *Ophthalmosaurus* (ANDREWS 1910; see Fig. 32), and *Aegirosaurus* (BARDET & FERNÁNDEZ 2000; see Fig. 32) the ischium and pubis are, in contrast, fused to an elongate bony plate even in small juveniles. A foramen oblongum (not homologous to the foramen obturatum in the pubis of more plesiomorphic ichthyosaurs) remains open between the two bones. A distal co-ossification of the ischium and pubis has been observed as a variation in *Leptonectes tenuirostris* (MCGOWAN 1996c) and *Temnodontosaurus trigonodon* (MCGOWAN 1996c), but no other ichthyosaurs show a complete proximal and distal fusion of the ischium and pubis, so this character is a valid synapomorphy of the family-group taxa Stenopterygiidae and Ophthalmosauridae.

(104) Ilium anterodistally expanded for articulation with two sacral ribs (0) less expanded, only articulating with one sacral rib (1).

The primitive state of this character is exclusively known, as pointed out by MOTANI et al. (1998), in *Utatsusaurus hataii* (Fig. 30). This taxon is the only ichthyosaur in which there appears to be substantial evidence for the presence of two well developed sacral ribs which both articulate distally with the ilium. The ilium is therefore strongly expanded anterodistally to provide enough space for the attachment of the sacral ribs. In *Grippia longirostris* (Wiman 1933; Mazin 1981b; see Fig. 30) the ilium is already much narrower distally and it is impossible to conceive that it was firmly connected with more than one sacral rib. A certain distal expansion of the ilium occurs in many ichthyosaurs, for example *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 31) and *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 31), but this is always restricted to the distal margin of the bone and does not involve the distal half of the anterior margin as well.

The situation remains unknown in other Lower Triassic ichthyosaurs, such as *Thaisaurus*, *Chaohusaurus* and *Parvinatator*.

(105) Ischium plate-like and at least as long as broad (0) distinctly narrower (1).

In all the Triassic forms in which the pelvis is adequately known, the ischium is a rather flat, plate-like anteroposteriorly elongated element, and it is elongated dorsoventrally and considerably shortened in all the post-Triassic taxa. This rearrangement of the ventral pelvic bones is one of the most convincing synapomorphies of the post-Triassic ichthyosaurs which among Triassic forms is exclusively shared by *Hudsonelpidia brevirostris* (McGowan 1995; see Fig. 31).

(106) Pubis plate-like and at least as long as broad (0) distinctly narrower (1).

This character is as simple and striking as the preceding one. One of the major distinctions between all Triassic and all post-Triassic ichthyosaurs in which the pelvic girdle is known is the shape of the pubis. In the plesiomorphic condition, exhibited by all the Triassic taxa, except *Hudsonelpidia brevirostris* (McGowan 1995; see fig. 31) the pubis is a plate-like, wide, flat element whose anteroposterior elongation equals or is more considerable than the mediolateral diameter.

In all post-Triassic ichthyosaurs, the pubis is mediolaterally (or, better, dorsoventrally) elongate and slender. This is already the case in *Temnodontosaurus* (e. g. Hawkins 1840; von Huene 1922; see Fig. 31) and *Leptonectes* (Owen 1881; McGowan 1989b, 1996c; see Fig. 32), and it is universally the case in the more derived post-Triassic taxa.

(107) Pubis distinctly larger than ischium (0) of similar size or smaller than ischium (1).

The plesiomorphic condition of this character is neatly displayed by the Lower Triassic forms *Utatsusaurus hataii* (Motani et al. 1998; see Fig. 30) and *Grippia longirostris* (Wiman 1933; see Fig. 30). It is also true, particularly so, for *Phalarodon nordenskioeldii* (Wiman 1910; von Huene 1916; see Fig. 30) and *Mixosaurus cornalianus* (Wiman 1910, 1912). In the shastasaur-grade ichthyosaurs once again one perceives a gradual change towards the condition found in the Jurassic forms, hardly explicable if one assumes the "shastasaurids" to be a monophylum. In *Toretocnemus californicus* (Merriam 1905, 1908; see Fig. 30) and *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908; see Fig. 30), the pubis is still considerably larger than the ischium and the same is true, at least slightly, in *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996; see Fig. 31). In *Californosaurus perrini* (Merriam 1908; see Fig. 31), *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1908), *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 31) and

Shonisaurus popularis (CAMP 1980; see Fig. 31) the two elements are of approximately equal dimensions, although in the latter some variation is recorded and the pubis generally tends to be still a little larger.

In *Hudsonelpidia brevirostris* (Fig. 31), otherwise closest in pelvic structure to the post-Triassic taxa among Triassic ichthyosaurs, the plesiomorphic condition of this character is retained (MCGOWAN 1995).

In the post-Triassic taxa the pubis is universally of the same size or distinctly smaller than the ischium (Figs. 31–32).

(108) Pubis and ischium meet medially in well defined symphysis (0) with strongly convex medial margins (1).

In *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; see Fig. 30), *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Fig. 30), *Mixosaurus* and *Phalarodon* (WIMAN 1910; see Fig. 30) a well defined medial symphysis is retained between the pubes and ischia. This is already reduced in *Toretocnemus californicus* (MERRIAM 1908; see Fig. 30) where, although the elements still meet in the midline, their medial margins are markedly convex. The same is universally the case in all more highly derived ichthyosaurs, where the pelvis is adequately known.

(109) Pubic foramen present and enclosed within pubis (0) posteriorly open or absent (1) (modified from DAL SASSO & PINNA 1996).

In the plesiomorphic condition, a foramen obturatum, as it is found in many other primitive tetrapods and amniotes, perforates the pubic plate close to its posterior margin in ichthyosaurs. It has been recorded in *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998; see Fig. 30), *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MOTANI 2000; see Fig. 30); *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 30), *Phalarodon nordenskioeldii* (WIMAN 1910; see Fig. 30) and *Mixosaurus cornalianus* (WIMAN 1912). In all these taxa, the foramen obturatum is closed posteriorly, at least in adults. The same condition is still found in *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 30) and *Toretocnemus californicus* (MERRIAM 1903, 1908; see Fig. 30) among the shastasaur-grade forms.

In all other "shastasaurs", however, the foramen obturatum is open posteriorly. This is the case in *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996; see Fig. 31), *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 31), *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1908) and *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980; see Fig. 31). In *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908; see Fig. 31) the obturator notch, which is quite narrow and slit-like in the aforementioned taxa, has widened so considerably as to provide the entire posterior border of the pubis with a deeply concave outline. In *Hudsonelpidia* (MCGOWAN 1995; see Fig. 31) and the post-Triassic ichthyosaurs (Figs. 31–32), there is no foramen obturatum in the pubis and the obturator nerve must have passed through the space left between the pubis and ischium. Only in the Stenopterygiidae and Ophthalmosauridae, where a co-ossified ischiopubis is found, a secondary foramen obturatum is formed which is, however, not situated within the pubis but between ischium and pubis and is therefore better neutrally called foramen oblongum.

(110) Distance between obturator foramen/incisure and distal margin of pubis large (0) small (1) absent (2).

In the basal forms *Utatsusaurus* (Motani et al. 1998; see Fig. 30), *Grippia* (Wiman 1933; see Fig. 30), *Chaohusaurus* (Maisch in press b; see Fig. 30), *Phalarodon* (Wiman 1910; see Fig. 30), *Mixosaurus* (von Huene 1916), *Cymbospondylus* (Merriam 1908; see Fig. 30) and *Toretocnemus* (Merriam 1908; see Fig. 30) the distance between the pubic foramen and the distal margin of the pubis amounts to more than half of the width of the entire bone, whereas in all more highly derived ichthyosaurs (Figs. 31–32) the distance is either considerably smaller or the obturator foramen is entirely lost.

(111) Hindfins two thirds the length of the forefins or more (0) shorter (1) (modified from Dal Sasso & Pinna 1996).

In the most plesiomorphic well-known ichthyosaur, *Utatsusaurus hataii*, the hindfin is not particularly well known, but the femur is longer than the humerus which indicates that the hindfin was probably at least as well developed as the forefin. As in terrestrial tetrapods the forelimbs are almost universally shorter or only slightly longer than the hindlimbs, this can safely be assumed to be the plesiomorphic condition for ichthyosaurs. The hindfin of *Grippia longirostris* is, again, not very well known, but available evidence (Wiman 1933; Mazin 1981b) suggests, that it was not very much smaller than the forefin. This is definitely true for *Chaohusaurus geishanensis* (Maisch in press b). In *Phalarodon nordenskioeldii* evidence is somewhat scanty, at least the hindfins appear to have been distinctly smaller than the forefins and Wiman's (1910) assumption that it was probably only half the size of the forefin appears plausible. In *Mixosaurus cornalianus* this was certainly the case (von Huene 1935) and this is one of the features in which the small Middle Triassic family Mixosauridae parallels the highly derived representatives of the post-Triassic ichthyosaurs. One almost gets the impression as if the mixosaurids tried to prematurely achieve a similarly sophisticated degree of adaptation to the aquatic environment. They are certainly the most "specialized" of all Triassic ichthyosaurs.

In the shastasaur-grade forms, the fore and hindfins are often not very well known, particularly articulated and complete pairs of fins are practically non-existing in any of the known genera. Judging from the proportions of the stylo- and zeugopodial elements, which are usually preserved, it is however certain that *Cymbospondylus petrinus* (Merriam 1908) had very well developed and large hindfins, certainly two thirds the size of the forefins at least, and the same is suggested by the available material for *Besanosaurus leptorhynchus* (Dal Sasso & Pinna 1996), *Mikadocephalus gracilirostris* and *Shonisaurus popularis* (Camp 1980).

The post-Triassic ichthyosaurs start off with an array of forms where the hindfins are about two thirds of the length of the forefins, similar to the situation in shastasaurs. This condition is found in *Temnodontosaurus* (Hawkins 1840; Owen 1881; von Huene 1931a; McGowan 1974a, 1979), *Eurhinosaurus* (von Huene 1922, 1928, 1931a, 1951, where the hindfins can be even slightly longer than two thirds) and *Suevoleviathan* (von Huene 1926a; Maisch 1998a). The only exceptional genus appears to be *Leptonectes* (von Huene 1922; McGowan 1974b, 1979, 1993) where the hindfin is usually only about half as long as the forefin and never seems to reach two thirds of the length of the forefin.

In the derived post-Triassic genera such as *Ichthyosaurus* (HAWKINS 1840; OWEN 1881; VON HUENE 1922; MCGOWAN 1974b), *Stenopterygius* (VON HUENE 1922, 1931a; MCGOWAN 1979), *Platypterygius* (KUHN 1946) and *Ophthalmosaurus* (ANDREWS 1910) the hindfins are much reduced and never reach nearly two thirds the length of the forefin. In the majority of specimens they are about half as long.

(112) Tibial facet of femur larger than fibular facet (0) subequal or equal in size (1).

In all Triassic ichthyosaurs in which the hindfin is adequately known, the tibial facet of the femur is considerably larger than the fibular facet. This is, e. g. exemplified by *Thaisaurus* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 33), *Chaohusaurus* (MAISCH in press b; see Fig. 33) or *Phalarodon* (WIMAN 1910; see Fig. 33). The only known exception is *Hudsonelpidia* (MCGOWAN 1995) in which, as in all adequately known post-Triassic ichthyosaurs, the tibial and fibular facets are of quite comparable size,

(113) Tibia and fibula of elongate terrestrial shape (0) distinctly shortened (1).

In *Utatsusaurus hataii* (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI et al. 1998), *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 33), *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 33) and *Grippia longirostris* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b) the tibia and fibula are very slender, narrow and elongate bones which, apart from their distinct flattening, retain more or less the shape typically found in terrestrial tetrapods. The diaphyseal portions of these zeugopodial elements are already considerably shortened in *Mixosaurus* (REPOSSI 1902; VON HUENE 1935; see Fig. 33) and *Phalarodon* (WIMAN 1910; VON HUENE 1916; NICHOLLS et al. 1999; see Fig. 33) and this is equally true for the shastasaur-grade ichthyosaurs *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908; see Fig. 33), *Californosaurus perrini* (MERRIAM 1908; see Fig. 34), *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1908; see Fig. 34), *Shonisaurus popularis* (CAMP 1980; see Fig. 34), *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996; see Fig. 34) and *Mikadocephalus gracilirostris* (Fig. 34), although in all these taxa the elements retain clear diaphyses and a distinctly elongate shape. In *Phantomosaurus neufigi* the zeugopodial elements might have been more elongate than in the other "shastasaur-grade" forms, but the single available hindfin is too incomplete to be certain about this.

In all the post-Triassic taxa, the tibia and fibula are short, plate-like, almost equidimensional and more or less rectangular elements which have lost any resemblance to the zeugopodium of a terrestrial tetrapod and any remnants of a diaphysis.

(114) Big spatium interosseum between tibia and fibula present (0) absent (1).

In all the Lower Triassic taxa in which the hindlimb is known, namely *Utatsusaurus* (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI et al. 1998), *Grippia* (WIMAN 1933; MAZIN 1981b), *Chaohusaurus* (MAISCH in press c; see Fig. 33) and *Thaisaurus* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 33), a big spatium interosseum remains open between the elongate zeugopodial elements. Although these are shortened in the more derived mixosaurids and shastasaur-grade forms (Figs. 33–34), the spatium interosseum remains distinctive in all these taxa, including even *Hudsonelpidia* (MCGOWAN 1995). In the post-Triassic forms (Fig. 35), the spatium interosseum is totally closed and there does not even remain a foramen open between the plate-like tibia and fibula.

(115) Fibula not fixed, being mobile relative to femur (0) fixed (1) (MOTANI 1999b, character 93 pars).

(116) Fibula posterior to femur (0) about the same level (1) (MOTANI 1999b, character 93 pars).

(117) Tibia anterior shaft complete or nearly complete (0) notch or largely reduced (1) absent (2) (MOTANI 1999b, character 92).

(118) Metatarsals elongate and slender (0) shortened (1).

In *Utatsusaurus hataii* (MOTANI et al. 1998), *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 33) and *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al.1991; see Fig. 33) the metatarsals are elongate cylindrical bones with a distinct diaphysis, reminiscent of the homologous elements of the hindlimb of terrestrial tetrapods. Already in the mixosaurids (WIMAN 1910; VON HUENE 1916, 1935; see Fig. 33) these elements have largely lost their elongate shape and are hardly distinguishable from the phalanges of the digits. This trend is carried further in all the shastasaur-grade genera and post-Triassic forms (Figs. 34–35), where the metatarsals are rounded or rectangular elements indistinguishable from the tarsals or phalanges other than by position or size.

(119) Phalanges of hindfin elongate or hourglass-shaped (0) largely rounded or rectangular (1).

The hindfin of *Utatsusaurus hataii* is, apparently, very little known, but MOTANI et al. (1998) show it with hourglass-shaped, elongated posterior phalanges, at least in the proximal part of the hindfin. The same is found in *Chaohusaurus geishanensis* (MAISCH in press b; see Fig. 33), whereas in *Grippia longirostris* the autopodium of the hindfin is not known with certainty (WIMAN 1933; MAZIN 1981b).

In the mixosaurids, the posterior phalanges are also largely hourglass-shaped (REPOSSI 1902; WIMAN 1910; NICHOLLS et al. 1999; see Fig. 33), as it is also the case in *Toretocnemus* and *Qianichthyosaurus* (MERRIAM 1908, LI 1999; see Fig. 33). In all the shastasaur-grade ichthyosaurs in which the posterior phalanges are known and in all the post-Triassic genera, the phalanges are rounded or rectangular and never much longer than they are wide (Figs. 34–35).

(120) Number of toes 5 (0) less than 5 (1).

In the most basal Triassic ichthyosaurs in which the hindfins are well known, *Thaisaurus* (MAZIN et al. 1991; see Fig. 33), *Chaohusaurus* (MAISCH in press b; see Fig. 33), *Mixosaurus* and *Phalarodon* (WIMAN 1910; see Fig. 33), the complete number of five posterior digits is retained. In *Toretocnemus* (Fig. 33) the number has already decreased to three, and there is no evidence that any of the other shastasaur-grade forms possessed more than four toes. Three to four primary toes are also found in the post-Triassic taxa, such as *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Eurhinosaurus*, *Suevoleviathan* and *Stenopterygius* (Fig. 35).

4. 6. Main autapomorphies of the Ichthyosauria

(121) Premaxilla short (0) long premaxillary rostrum (1).

The premaxillaries are elongated to form a long, narrow rostrum in all known ichthyosaurs. Although the length of the rostrum is highly variable it is always at least 33 % of the entire skull length, and the snout up to the anterior orbital margin is always longer than 50 % of the entire skull length in all known ichthyosaurs. This feature is neither encountered in basal diapsids nor in parareptiles, diadectomorphs or seymouriamorphs. The only groups that parallel the ichthyosaurs in this respect are the mesosaurs and hupehsuchids. This may or may not be an indication of close relationship between them.

(122) Upper temporal fenestra absent (0) present (1).

A second ichthyosaur autapomorphy is the presence of an upper temporal fenestra of uniquely ichthyosaurian type. Whether or not it is derived from a primarily diapsid condition is irrelevant in this context, as the topology of the surrounding bones at any rate distinguishes it from the fenestrae supratemporales encountered in other groups. The ichthyosaurian temporal fenestra is primitively surrounded by the postfrontal, postorbital, parietal and to an unusually large extent the supratemporal, whereas the squamosal never contributes to its margin (MAISCH 1997a, 1998b contra MOTANI et al. 1998). Both the exclusion of the squamosal and the large extent to which the supratemporal takes part in the border of the fenestra are characteristic features of ichthyosaurs not encountered in any other group of tetrapod and therefore constitute a valid autapomorphy of the group.

(123) Ectopterygoid present (0) absent (1).

A third feature that can be cited is the loss of the ectopterygoid. This is, however, shared with a number of other rather basal amniotes or parareptiles, namely the mesosaurs, captorhinids and testudines, as well as with derived synapsids (including mammals). As it is a simple reductional character it should not be viewed as indicative of close relationship to any of these groups. The presence of an ectopterygoid has been tentatively admitted by MERRIAM (1908) in the Middle Triassic *Cymbospondylus petrinus*. As pers. obs. of the UCMP specimens at Berekely has shown, this is, however, not correct. In *Utatsusaurus* and *Chaohusaurus* there is no trace of a separately ossified ectopterygoid.

(124) External naris subterminal (0) posteriorly displaced (1).

A fourth feature is the position of the external naris, which is not at or close to the anterior end of the snout (that is in a terminal or subterminal position) in ichthyosaurs, but instead displaced far posteriorly, rather close to the anterior orbital margin, although this feature is not as strongly expressed in basal than it is in derived ichthyosaurs. This posterior displacement of the external nares is, among basal amniotes, only shared by the mesosaurs and hupehsuchids. It also occurs in some derived groups, e. g. the phytosaurs and, to a much lesser extent, the pliosaurid sauropterygians. In both ichthyosaurs and mesosaurs one could argue that the posterior displacement of the external naris is to some extent corellated to the anterior prolongation of the premaxilla into a pronounced rostrum, but at least in primitive ichthyosaurs it is obvious that the naris is not only relatively, but in fact absolutely further posterior than in other basal amniotes.

(125) Hyperphalangy of manus and pes absent (0) present (1).

A fifth and very obvious autapomorphy is the hyperphalangy in the fore- and hindlimbs which needs no further discussion, except that, of course, it also exists in a variety of other secondarily aquatic tetrapods (sauropterygians, cetaceans etc.) and is therefore a feature which must be regarded with caution when used for establishing large-scale phylogenetic analyses.

(126) Thoracal ribs articulate with neural arch and centrum (0) with centrum only (1).

A sixth feature, which is unique among tetrapods, is the exclusively central articulation of the thoracal ribs, which is already displayed by the most basal ichthyosaurs known.

(127) Posterolateral process of postfrontal absent (0) present (1) (MOTANI 1999b, character 9).

(128) Postfrontal participation in upper temporal fenestra absent (0) present (1) (MOTANI 1999b, character 10).

MOTANI also cited the postfrontal contribution to the temporal fenestra and the postfrontal posterolateral process as typical ichthyosaur features (MOTANI 1999b). These might not be primitive for Ichthyosauria, however, as both features are not found in *Thaisaurus chonglakmanii* (MAZIN et al. 1991), which appears as the most basal ichthyosaur currently known in the phylogeny proposed here. MOTANI (1999b) did not include *Thaisaurus* in his analysis. As the genus is little known, it might change its current phylogenetic position as soon as more data on its osteology become available and the postfrontal relationships might turn out to be autapomorphic rather than plesiomorphic. For the time being, the character states displayed by *Thaisaurus* have to be regarded as primitive, however, and the two postfrontal features can thus not be confidently regarded as ichthyosaur autapomorphies.

CALDWELL (1996) cited a number of ichthyosaurian autapomorphies; these are, however, only of value if ichthyosaurs are a priori regarded to be derived diapsids, and many of them (as the frontal contribution to the temporal fenestra or the contact of lacrimal and external naris) are simply wrong. We therefore see no reason for further discussion of CALDWELL's preliminary study.

5. The Genera of Ichthyosaurs

Almost 40 allegedly valid genera of ichthyosaurs are currently recognized. Below, we provide a rigorous survey of the Triassic and post-Triassic ichthyosaurs. It will be shown that recently there has been an artificial increase in the number of Upper Jurassic to Cretaceous ichthyosaur genera, and that all the known forms can most probably be accomodated in only 5 genera. Many of the "shastasaurs" are based on undiagnostic or inadequately known material and must therefore be rejected as nomina dubia. We only recognize 35 clearly valid genera of ichthyosaurs (of which 3 are newly erected) with 69 species (of which one is new). Of these 22 genera and 28 species are Triassic, 12 genera (with 32 species) are Jurassic and 1 genus (with 9 species) is Cretaceous. The obvious trend through the geological ages is that ichthyosaur generic diversity decreased, whereas specific diversity of individual genera increased. Most of the post-Triassic genera are well known, so that 11 out of 13 could be included in the phylogenetic analysis. Many of the Triassic taxa are incompletely known or insufficiently described, but nevertheless 21 of 22 showed enough characters to be included. The only missing genera are *Chacaicosaurus*, *Nannopterygius* and *Rotundopteryx*. The status of *Isfjordosaurus* as an ichthyosaur is not totally certain (see discussion below) and it was therefore also excluded, as well as with regard to the fact that it is certainly the ichthyosaur genus based on the most incomplete material (a single humerus).

Of very few Triassic ichthyosaurs is the osteology completely known and none is completely described, whereas most of the Jurassic genera are known from virtually complete skeletons. The only known Cretaceous genus (*Platypterygius*) is known from comparatively good material but descriptions are again insufficient in some respects and we had no opportunity so far to study much of the relevant original material.

Some of the genera currently accepted in the literature invariably showed to be the sister groups of other genera when introduced in the phylogeny, and the same was the case with certain genera and species currently referred to different genera. These are: *Toretocnemus* MERRIAM, 1903/*Merriamia* BOULENGER, 1904 (synonymized already by MOTANI 1999b), *Eurhinosaurus* ABEL, 1909/ *Excalibosaurus* MCGOWAN, 1986, *Brachypterygius* VON HUENE, 1922/ *Otschevia* EFIMOV, 1998, *Ophthalmosaurus* SEELEY, 1874/*Paraophthalmosaurus* ARKHANGELSKY, 1997 and *Platypterygius* VON HUENE, 1922/ *Plutoniosaurus* EFIMOV, 1997. We have chosen in all these cases to formally synonymize these forms, as the potentially synonymous genera never showed such distinct autapomorphies that it was regarded as appropriate to retain them separately. In the data matrix the data from the earlier described genera are, of course, where possible and necessary, supplemented by those from the junior subjective synonyms.

Three new genera and one new species are introduced below. These are *Callawayia* gen. nov. for "*Shastasaurus*" *neoscapularis* MCGOWAN, 1994a, *Phantomosaurus* gen. nov. for "*Shastasaurus*" *neubigi* SANDER, 1997 and *Rotundopteryx hulklei* gen. et sp. nov. for undoubted ichthyosaur postcrania previously referred to the omphalosaurid *Pessopteryx nisseri* WIMAN, 1910.

Diagnoses are provided for all valid ichthyosaur genera and species. The taxa not included in the phylogeny, the cases where we have proposed taxonomic changes and taxa currently still used in the literature but regarded here as invalid are discussed in somewhat more detail. This taxonomic discussion is necessary, as it is the only way to make the alphataxonomic basis for our phylogenetic analysis transparent and definitely clear.

5.1. The valid genera of ichthyosaurs

1. Genus: *Thaisaurus* MAZIN, SUTEETHORN, BUFFETAUT, JAEGER & HELMCKE-INGAVAT, 1991

Type species: *Thaisaurus chonglakmanii* MAZIN, SUTEETHORN, BUFFETAUT, JAEGER & HELMCKE-INGAVAT, 1991 (Figs. 24, 30, 33).
Distribution: ? Lower Triassic (the age is uncertain, horizon unspecified) of Khao Tong near Phattalung, Southern Thailand. Holotype and two additional specimens.

Diagnosis. – Small ichthyosaur with delicate snout, conical, pointed teeth with smooth crowns, postfrontal excluded from the temporal fenestra, postorbital with long posterior lamina, foramen parietale between frontal and parietal, humerus, femur and zeugopodial elements extremely elongate and slender, humerus lacks lamina anterior.

2. Genus: *Utatsusaurus* SHIKAMA, KAMEI & MURATA, 1978

Type species: *Utatsusaurus hataii* SHIKAMA, KAMEI & MURATA, 1978 (Figs. 1, 10, 24, 30)
Distribution: Lower Triassic (Spathian), Upper Osawa Formation, of Tatezaki (Type locality), Osawa, Okatsu, Hazawa and Onagawa, Miyagi, Japan (SHIKAMA et al. 1978; MOTANI et al. 1998), the genus has also been described from the Lower Triassic (Vega Phroso member of Sulphur Mountain Formation, Spathian) of Ganoid Range near Wapiti Lake, British Columbia (NICHOLLS & BRINKMAN 1993).

Diagnosis. – Small ichthyosaur with moderately slender snout, teeth isodontous, conical, mesiodistally flattened, prefrontal with anterolateral lamina reaching into orbit, prefrontal and postfrontal separate, interclavicle with heart-shaped anterior end and long posterior stylus, two well-developed sacral ribs retained, ilium strongly expanded distally.

3. Genus: *Chaohusaurus* YOUNG & DONG, 1972

Synonyms: *Chensaurus* MAZIN, SUTEETHORN, BUFFETAUT, JAEGER & HELMCKE-INGAVAT, 1991.
Anhuisaurus CHEN, 1985 nom. praeocc.
Type species: *Chaohusaurus geishanensis* YOUNG & DONG, 1972 (Figs. 1, 14, 17, 24, 30, 33).
Distribution: Lower Triassic (Spathian), Chin Long limestone, Gei Shan, Chao County, Anhui, China (holotype) (YOUNG & DONG 1972); Majiashan Formation, Chao County, Anhui, numerous additional specimens (CHEN 1985; MAISCH in press b).

Diagnosis. – Small ichthyosaur with very delicate and slender snout, dentition heterodontous, maxillary teeth blunt, posterior dentary teeth rounded and blunt, several maxillary tooth rows, radius with marked anteroproximal prominence, neural spines of caudal vertebrae rather short.

4. Genus: *Grippia* WIMAN, 1929

Type species: *Grippia longirostris* WIMAN, 1929 (Figs. 1, 10, 14, 17, 20, 24, 30).
Distribution: Lower Triassic (Spathian), *Grippia*-niveau of the Sticky Keep Formation (WIMAN 1933; MAZIN 1981b), Agardh Range, Sassendalen, Spitsbergen (holotype, lost, and additional specimens), Mt. Milne-Edwards (several specimens), Mount Ibsen, Sassendalen, Spitsbergen (WIMAN 1928, 1933; MAZIN 1981b), possibly from the Vega Phroso member of the Sulphur Mountain Formation (Spathian) of Ganoid Range near Wapiti Lake, British Columbia (BRINKMAN et al. 1992, but see MOTANI 1998a).

Diagnosis. – Very similar to *Chaohusaurus*, but with posterodorsal flange on surangular, posterior thoracal vertebrae elongate, radius with small anteroproximal and anterodistal prominence, distalmost phalanges of forefin rounded.

5. Genus: *Parvinatator* Nicholls & Brinkman, 1995

Type species: *Parvinatator wapitiensis* Nicholls & Brinkman, 1995 (Figs. 1, 24).
Distribution: Sulphur Mountain Formation (horizon unknown, probably Lower Triassic), Wapiti Lake, British Columbia, Canada (holotype and isolated forefin, Nicholls & Brinkman 1995; Brinkman et al. 1992; Motani 1999b).

Diagnosis. – Very small ichthyosaur with isodontous, conical teeth, lower jaw very high with long processus retroarticularis, very deep jugal-quadratojugal notch, very long and slender processus quadratus of quadratojugal, processus postorbitalis of jugal very long, small neomorphous element distal to pisiform.

6. Genus: *Wimanius* Maisch & Matzke, 1998

Type species: *Wimanius odontopalatus* Maisch & Matzke, 1998 (Figs. 2, 14).
Distribution: Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian boundary) of Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland (holotype only).

Diagnosis. – Moderately small ichthyosaur (skull length ca. 25 cm), palatine with row of pointed teeth, jugal with suborbital and postorbital processes equal in size, pterygoid with totally straight medial margin.

7. Genus: *Mixosaurus* Baur, 1887

Synonym: *Sangiorgiosaurus* Brinkmann, 1998.

Diagnosis. – Small mixosaurids not exceeding 25 cm skull length and 1,5 m total length, tooth implantation subthecodontous to aulacodontous, no plicidentine, orbit very large, postorbital skull segment only about one quarter of anteroposterior orbital diameter in length, sagittal crest low, not protruding far above dorsal skull outline, postaxial sixth finger of forefin rudimentary.

Type species: *Mixosaurus cornalianus* (Bassani, 1886) (Figs. 2, 17, 20, 24, 33).
Distribution: Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian boundary) of Besano, Lombardia, Italy (holotype, lost, and neotype, numerous additional specimens, Bassani 1886; Repossi 1902; Wiman 1912; Pinna 1967) and Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland (numerous specimens, von Huene 1935, 1939; Maisch & Matzke 1997b, 1998c; Brinkmann 1998b).
Diagnosis. – Posterior maxillary and dentary teeth slender and pointed, widely spaced.

Additional valid species. – *Mixosaurus kuhnschnyderi* (Brinkmann, 1998a) Brinkmann, 1998b.
Distribution: Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian boundary) of Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland (Brinkmann 1998a, b, two specimens).
Diagnosis. – Posterior maxillary teeth robust and blunt, posterior dentary teeth very blunt and rounded, closely spaced.

8. Genus: *Phalarodon* Merriam, 1910

Diagnosis. – Small to medium-sized mixosaurids, reaching a skull length of more than 30 cm at maximum, tooth implantation thecodontous, posterior maxillary and dentary tooth crowns always blunt and with a certain amount of mesiodistal elongation, teeth labyrinthodont, orbit of moderate size, postorbital skull segment about one third of anteroposterior orbital diameter, sagittal crest very high, distinctly protruding above dorsal skull outline, well developed sixth postaxial finger (known in *Phalarodon nordenskioeldii* only).

Type species: *Phalarodon nordenskioeldii* (HULKE, 1873) (Figs. 2, 14, 17, 20, 25, 30, 33).
Distribution: Middle Triassic (Ladinian), Tschermakfjellet Formation of Saurie Hook, Isfjord, Spitsbergen (Type locality, HULKE, 1873; WIMAN 1910) as well as Mount Kongress, Dickson Land, Spitsbergen (MAZIN 1984), Middle Triassic (Anisian), Prida Formation, West Humboldt Range, Nevada (MERRIAM 1908, 1910; SANDER & BUCHER 1990), Middle Triassic (Anisian), Llama and Whistler members of the Sulphur Mountain Formation, Wapiti Lake, British Columbia (CALLAWAY & BRINKMAN 1989; NICHOLLS et al. 1999), Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian boundary) of Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland (BRINKMANN 1998a, b).
Diagnosis. – Small species of the genus, skull length not exceeding 30 cm, posterior dome-shaped teeth very large and outnumbering conical teeth in adults.

Additional valid species. – *Phalarodon major* (VON HUENE, 1916) MAISCH & MATZKE in press b.
Distribution: Lower Muschelkalk (Lower Anisian), Aach near Freudenstadt, Baden-Württemberg, Germany (lectotype only).
Diagnosis. – Very large species, skull length considerably exceeding 30 cm, posterior dome-shaped teeth small and extremely compressed laterally, probably few in number.

9. Genus: *Contectopalatus* MAISCH & MATZKE, 1998

Type species: *Contectopalatus atavus* (QUENSTEDT, 1851–52) MAISCH & MATZKE, 1998 (Figs. 2, 10, 17).
Distribution: Lower Muschelkalk (Lower Anisian) of Calw-Althengstett, Baden-Württemberg, Germany (type locality, QUENSTEDT 1851–52; VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1998b), Simmozheim, Dietersweiler near Freudenstadt, Palmberg near Glatten, Rohrdorf, Bödigheim, Baden-Württemberg (VON HUENE 1916; MAISCH & MATZKE 1998b, 2000a, in press a) and Upper Muschelkalk (Upper Anisian) of Rüdersdorf near Berlin (EDINGER 1935; MAISCH & MATZKE 1998b, 2000a, in press b), Germany.

Diagnosis. – Moderately heterodontous dentition, all teeth conical with bluntly pointed tips, adult skull size exceeds 50 cm, sagittal crest extremely high in adult (as high as the entire rest of the skull), only 9–10 maxillary teeth arranged in a single row, posterior dentary and maxillary teeth with cross-section of the root in the shape of the number 8, surangular covered by posterior laminae of dentary both medially and laterally, quadrate with extensive fan-shaped ascending flange.

10. Genus: *Toretocnemus* MERRIAM, 1903

Synonyms: *Leptocheirus* MERRIAM, 1903 nom. praeocc., *Merriamia* BOULENGER, 1904.

Diagnosis. – Small ichthyosaur, probably less than 2 m in entire length, skull with large orbit, jugal slender, angular small, forefin with three primary digits, humerus slender with incipient trochanter dorsalis, notches in leading and trailing edges of digits in fore- and hindfin, hindfin not much smaller than forefin, femur with very slender shaft, much expanded distally, fibula not posterodistally inclined, thoracal vertebrae, as far as known, with double rib articulations, neural spines and haemapophyses of tail very long and slender.

Type species: *Toretocnemus californicus* MERRIAM, 1903 (Figs. 18a, 30, 33).
Distribution: Upper Triassic (Carnian), Hosselkus Limestone Formation, Bear Cove, Shasta County, California (holotype only).

Diagnosis. – Thoracal vertebrae much shorter than high.

Additional valid species. – *Toretocnemus zitteli* (Merriam, 1903) Motani, 1999b (Figs. 18b, 25).
Distribution: Upper Triassic (Carnian), Hosselkus Limestone Formation, Smith's Cove, Shasta County, California (holotype only).
Diagnosis. – Thoracal vertebrae relatively elongate, about as long as high.

11. *Qianichthyosaurus* Li, 1999

Type species: *Qianichthyosaurus zhoui* Li, 1999
Distribution: Wayao member of Falang Formation (Carnian), Huangtutang, Guanling County, Guizhou Province, southwestern China (holotype and paratype only, Li 1999).

Diagnosis. – Small ichthyosaur, less than 2 m entire length, snout very short, orbit very large, forefins with three primary and well developed fourth postaxial digits, neural spines elongate in trunk and anterior tail, haemapophyses very long and slender, as in *Toretocnemus*.

12. Genus: *Cymbospondylus* Leidy, 1868

Diagnosis. – Very large ichthyosaur, more than 10 m adult length, skull low, with long and very robust snout, dentition thecodontous, premaxilla with long processus supranarialis, nasal reaches posterior to contact postfrontals, big anterior terrace of temporal fenestra, sagittal crest, formed by supratemporal and parietal, frontal reaches anterior margin of temporal fenestra, pterygoid with strong transverse processes, occipital condyle strongly concave, well ossified unpaired interparietal present, angular relatively high posteriorly, dorsomedial portion of scapula elongated into blade-like structure, anterodorsal margin concave, coracoid with reduced anterior extension, medial flange of clavicle very wide, neck region elongate, more than 55 presacral vertebrae, thoracal rib articulations truncate anterior margin of centrum.

Type species: *Cymbospondylus piscosus* Leidy, 1868.
Distribution: Middle Triassic (Anisian), Prida Formation, New Pass, Toiyabe Range, near Austin, Nevada (Leidy 1868; Merriam 1902, 1908; holotype only).
Diagnosis. – Dorsal vertebral centra more than half as long than high.

Additional valid species. – *Cymbospondylus petrinus* Leidy, 1868 (Figs. 3, 10, 13, 15, 17, 18c-m, 20, 25, 30, 33).
Distribution: Middle Triassic (Anisian), Prida Formation, Star Canyon, Humboldt County, Nevada (Type locality, Leidy 1868; Merriam 1902), West Humboldt Range, Nevada (Merriam 1902, 1908).
Diagnosis. – Postorbital skull segment very long, longer than orbit, postfrontal extends far beyond orbit, excluded from orbital margin by postorbital, humerus long and slender, ulna with posterior notch, more than 65 presacral vertebrae, dorsal vertebral centra more than twice as high as long.

Cymbospondylus buchseri Sander, 1989 (Fig. 25).
Distribution: Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian bondary) of Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland (Sander 1989).
Diagnosis. – Postorbital skull segment rather short, postfrontal does not extend far beyond orbit, humerus rather short and wide, ulna convex posteriorly, dorsomedial process of scapula wide, dorsal vertebrae similar to *C. piscosus* (possibly the two species are synonymous, but as *C. buchseri* is based on very good material it is probably best to keep the two separate at the moment).

The genus is also known from the Muschelkalk (Ansisian) of Germany (VON HUENE 1916) and Lunéville, France (CORROY 1928; BARDET & CUNY 1993) and the Tschermakfjellet Formation (Anisian/Ladinian) of Spitsbergen (SANDER 1992).

13. Genus: *Phantomosaurus* gen. nov.

Type-species: *Shastasaurus neubigi* SANDER, 1997 (Figs. 15, 34).
Distribution: Upper Muschelkalk, *pulcher/robustus*-Zone (Late Anisian), Karlstadt/Main, Bavaria, Germany.
Derivatio nominis: Named after the protagonist of the famous novel "Phantom of the opera" (1911) by GASTON LOUIS ALFRED LEROUX (1868–1927), who had to hide his disgraced face behind a mask. The reason is the horrible and disgraceful damage to the original bones of the skull of the holotype caused by inappropriate acid preparation.

Diagnosis. – Large ichthyosaur, skull length exceeds 50 cm, basioccipital condyle saddle shaped, opisthotic tightly sutured to basioccipital, supernumary paired ossifications dorsal to supraoccipital, articular exposed on outside of lower jaw posterior to surangular, anterior vertebral centra extremely amphicoelous, with ventrolateral keels, zygapophyses very extensive and totally horizontal, hindfin with very long and slender femur, tibia and fibula.

Discussion. – This particular ichthyosaur is known exclusively from a single incomplete, badly preserved and strongly disarticulated skeleton from the Upper Muschelkalk of Southern Germany. It does not belong to the genus *Shastasaurus*, as shown by the retention of many plesiomorphic features (see also MAISCH 2000). It has an opisthotic which is most similar to that of *Mixosaurus cornalianus* among ichthyosaurs where it is known but, in contrast to the latter, is tightly sutured to the basioccipital which is a unique feature. The carotid foramina are paired and situated in the centre of the basal plate of the parasphenoid, the articular is tightly sutured to the surangular and is well visible in lateral view of the lower jaw both along the dorsal and – uniquely – the posterior margin of the retroarticular process. The zygapophyses of the cervical and anterior thoracal neural arches are extensive and totally horizontal, strong lateroventral keels are found on the corresponding vertebral centra (not found in any other ichthyosaur). The femur is close to that of *Cymbospondylus petrinus* (MERRIAM 1908) and the posterior zeugopodium is very elongated with the tibia and fibula retaining long diaphyses and enclosing a large spatium interosseum. These, as well as many other peculiarities serve to distinguish it not only from North American *Shastasaurus* but actually all other known ichthyosaurs. The taxon is currently under re-study by us and a detailed re-description, correcting the original account of SANDER (1997), will appear elsewhere.

From the structure of the skull and the hindlimb, *Phantomosaurus* is closest to *Cymbospondylus*, but slightly more advanced by possessing a saddle-shaped instead of a deeply concave occipital condyle. It forms the sister taxon of *Cymbospondylus* in the phylogeny proposed here and is consequently referred to the family Cymbospondylidae VON HUENE, 1948.

14. Genus *Rotundopteryx* gen. nov.

Derivatio nominis: Lat. rotundus = round, pteryx = wing or fin. Chosen because of the rounded shape of the humerus and most of the referred fin elements of this ichthyosaur.

Type species: *Rotundopteryx hulkei* sp. nov.

Holotype: The complete humerus, figured by WIMAN (1910, pl. 8, fig. 1), Palaeontological Museum of the University of Upsala. (Fig. 36)

Locus typicus: Middelhook, Isfjord, Spitsbergen.

Stratum typicum: Lower Saurian Niveau (Spathian).

Derivatio nominis: In honour of JOHN WHITTAKER HULKE, renowned British palaeoherpetologist of the 19th century, who was the first to describe Triassic ichthyosaurs from Spitsbergen.

Diagnosis. – A medium-sized ichthyosaur with a humerus without distinct caput humeri, a large anterior flange which is not notched but retains a convex anterior outline, radial facet marginally larger than ulnar facet, articulatory ends of limb bones very little ossified and probably capped with large amounts of cartilage in life which leads to a characteristic surface structure of rugosities and pits.

Referred material: elements figured by WIMAN 1910, Palaeontological Museum of the University of Upsala:
Pl. 8, figs. 2, 3, 4 humeri.
Pl. 8, figs. 5–10, zeugopodials.
Pl. 8, figs. 20–33, podials.
Pl. 9, figs. 1–4, femora.
Pl. 9, figs. 6–11(? fibulae and tibiae).

Of the material described by MAZIN (1983b), the following is referrable to *Rotundopteryx*: SVT 219 (humerus), SVT 239, 245, 247 (zeugopodials), SVT 236, 253, 257 (podials) , SVT 230 (femur) SVT 222, 223 (tibia ?).

Additional material may pertain to this taxon, but evidence is scanty at best and referral should await the discovery of additional, articulated specimens.

Discussion. – The new genus must be discussed in relation to *Pessopteryx*. The genus *Pessopteryx* WIMAN, 1910, usually regarded as a junior subjective synonym of *Omphalosaurus* (e. g. MAZIN 1983b), was recently resurrected by MOTANI (1999b). Reasons for this are unclear, however. A holotype of *Pessopteryx nisseri* was not designated by WIMAN (1910) and MAZIN (1983b), who revised the material, did not designate a lectotype. Holotypes were equally not designated by WIMAN for any of the other three species of *Pessopteryx*, *P. minor* (the type of MOTANI's genus *Isfjordosaurus*), *P. arctica* and *P. pinguis*, all erected in 1910 on the basis of isolated humeri from the Lower Saurian Niveau of Spitsbergen. All these taxa were treated as junior subjective synonyms of *P. nisseri* by MAZIN (1983b) and – in the case of *P. arctica* and *P. pinguis* – as nomina dubia by MOTANI (1999b), a decision with which we agree.

Pessopteryx nisseri is based on a scattered assemblage of cranial (jaw) and postcranial fragments. The cranial fragments with their typical dentition show great similarity to the enigmatic ichthyosaur-like reptile *Omphalosaurus nevadanus* MERRIAM, 1906 from the Anisian Prida Formation of Nevada. This was first pointed out by MERRIAM (1911) who referred to the species as *Omphalosaurus* (?) *nisseri*. WIMAN (1916) acknowledged the great similarity of the jaw fragments of *P. nisseri* to *O. nevadanus*, and intended to separate them from *P. nisseri*, but this was never done in an explicit way. Therefore there are no two named species "*Omphalosaurus nisseri*" and "*Pessopteryx nisseri*", as incorrectly stated by MOTANI (1999b). MAZIN (1983b) believed that all of WIMAN's *Pessopteryx* material belonged to a single species and treated it as a particular species of *Omphalosaurus*, a decision followed by all subsequent authors up to MOTANI (1999b).

The problem now of course is: What is to be regarded as the type-material of *P.*

nisseri, what means, is it an omphalosaur or an ichthyosaur? WIMAN's and MAZIN's papers are of no help in this question. As, particularly since MAZIN's work, it has been generally acknowledged that *P. nisseri* is an omphalosaur, it appears to us of little use to refer to this species, restricted to the postcranial material, as an ichthyosaur, as done by MOTANI (1999b).

We regard *Pessopteryx* WIMAN, 1910 as a junior subjective synonym of *Omphalosaurus* and the jaw fragments specified and figured by WIMAN (1910: 140, pl. 9, figs. 23–30) as the syntypic series of *Pessopteryx nisseri*. The question remains how to treat the undoubted ichthyosaur remains which occur together with the *P. nisseri* teeth taxonomically. MOTANI (1999b) correctly pointed out that the humerus of "*Pessopteryx*" resembles that of "shastasaurs", but differs from all other known taxa by its convex and unnotched anterior margin (which is, in fact, a plesiomorphic trait). As at least the humeri originally referred to *P. nisseri* are diagnostic at the generic and specific level, there is a valid ichthyosaur taxon in the Lower Saurian Niveau of Spitsbergen among WIMAN's material.

We propose the new generic and specific name *Rotundopteryx hulkei* for this particular ichthyosaur. Because so little of its skeletal anatomy is known, it is difficult to place *Rotundopteryx* phylogenetically. It is, however, clear that it is more highly derived than the mixosaurs from the shape of the humerus, which corresponds most closely to such taxa as *Mikadocephalus*, *Besanosaurus* and *Shastasaurus* among known ichthyosaurs. The interesting fact is, that *Rotundopteryx* is much older than any of these taxa, being Spathian in age.

15. Genus: *Californosaurus* KUHN, 1934

Synonym: *Delphinosaurus* MERRIAM, 1905 nom. praeocc.

Type species: *Californosaurus perrini* (MERRIAM, 1902) KUHN, 1934 (Figs. 18 q-r, 21, 26, 31, 34).

Distribution: Upper Triassic (Carnian), Hosselkus Limestone Formation of The Cove, Shasta County, California (MERRIAM 1902, 1908).

Diagnosis. – Medium-sized ichthyosaur, about 3 m in length, forefin tridactyl, humerus short but with extensive posterior shaft and deep, wide anterior notch, radius and ulna moderately elongate, scapula and coracoid with reduced anterior extensions, glenoid and contact facets enlarged, ilium with posterior process, pubis with very wide obturator notch, slightly smaller than ischium, thoracal vertebral centra rather elongate, more than two thirds as long as high, thoracal neural arches short and wide.

16. Genus: *Shastasaurus* MERRIAM, 1895

Diagnosis. – A large ichthyosaur, total length of adults exceeding 7 meters. Isodontous dentition, teeth with mesial and distal carinae, premaxilla with long processus supranarialis forming entire dorsal margin of external naris, posterior portion of both maxilla and dentary edentulous, large, anteroposteriorly elongate orbit, relatively short postorbital skull segment (shorter than anteroposterior orbital diameter), anterior terrace of temporal fenestra very small, frontal forms part of it but does not contribute to anterior margin of temporal fenestra proper, lacrimal with a plethora of small nutritive foramina instead of big, large vascular foramen, jugal very robust and thick, supratemporal with high, short ramus anterior, postorbital forms most of the lateral margin of the temporal fenestra internally and probably a short segment externally, so that postfrontal and supratemporal are (very probably) not in contact, temporal fenestra large, ramus occipitalis of parietal massive with rectangular cross section, expanded rugose parietal platform behind foramen parietale, palate with very small fenestra interpterygoidea, parasphenoid without obvious carotid entrance, artery probably entering between parasphenoid and basioccipital, basioccipital condyle convex or possibly saddle-shaped, probably more than 50 presacral and more than 10 cervical vertebrae, atlas centrum convex anteriorly with small concavity, cervical ribs dicephalous, thoracal, sacral and caudal ribs unicephalous, neural arches with high and robust processus spinosi in cervical and trunk region, rounded in cross section, often with strong anterior and posterior and weaker lateral ridges, scapula with reduced anterior but rather large posterior extension of blade, coracoid with anterior extension smaller than posterior one, humerus of subrectangular shape with small anterodorsally oriented caput and little development of crista deltopectoralis, humerus and radius anteriorly notched, radius and ulna very short, rectangular, with small spatium interosseum, intermedium apparently very small, pelvic girdle with pubis and ischium of similar size, pubis with posteriorly open obturator notch, ilium distally expanded, big spatium interosseum retained between tibia and fibula.

Type species: *Shastasaurus pacificus* MERRIAM, 1895.

Distribution: Upper Triassic (Carnian), Hosselkus Limestone Formation, Shasta County, California.

Diagnosis. – Pubis with almost closed obturator notch in posterior margin, proximal margin of pubis as wide as distal margin, posterior thoracal vertebral centra more than half as long as they are high.

Additional valid species. – *Shastasaurus alexandrae* MERRIAM, 1902 (Figs. 3, 10, 15, 18 n-p, 21, 25, 34).

Distribution: Upper Triassic (Carnian), Hosselkus Limestone Formation, The Cove, Shasta County, California (MERRIAM 1902, 1908), Upper Triassic (Carnian), El Antimonio District, Sonora, Mexico (CALLAWAY & MASSARE 1989; MAISCH 2000).

Diagnosis. – Pubis with obturator notch more widely open and proximal margin narrower than distal margin, posterior thoracal vertebral centra more than twice as high as they are long. Otherwise as for genus.

17. Genus: *Besanosaurus* DAL SASSO & PINNA, 1996

Type species: *Besanosaurus leptorhynchus* DAL SASSO & PINNA, 1996 (Figs. 3, 20, 25, 31, 34).

Distribution: Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian boundary), Besano, Lombardy, Italy (DAL SASSO & PINNA 1996, type locality) and Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland.

Diagnosis. – Very large ichthyosaur (entire length exceeds 5 m), teeth isodontous, very small, snout very gracile and slender, frontal unpaired and anteriorly extended over nasals, no foramen parietale, very small processus postnarialis of maxilla, ratio skull length-entire length about 1:10, humerus longer than wide, with anterior notch and conspicuous posterior shaft, radius elongate (compared to *Mikadocephalus*).

18. Genus: *Mikadocephalus* MAISCH & MATZKE, 1997

Type species: *Mikadocephalus gracilirostris* MAISCH & MATZKE, 1997 (Figs. 3, 15, 21, 25, 31, 34, 36 a-f).
Distribution: Grenzbitumenzone of Besano Formation (Anisian/Ladinian boundary), Monte San Giorgio, Tessin, Switzerland (holotype and several additional specimens), Tschermakfjellet Formation (Ladinian) of Middelhook, Isfjord, Spitsbergen (WIMAN 1910).

Diagnosis. – Medium-sized ichthyosaur, skull length exceeds 50 cm, total length about 3 m, snout extremely gracile and slender, orbit moderately large, teeth isodontous, pointed, thecodont to aulacodont, pterygoid with concave medial margin, big interpterygoid vacuity developed, quadrate with triangular medioventral process, ratio skull length – entire length about 1:5, humerus short and wide, with rounded margins, posterior shaft almost entirely reduced.

19. Genus: *Shonisaurus* CAMP, 1976

Type species: *Shonisaurus popularis* CAMP, 1976 (Figs. 21, 25, 31, 34).
Distribution: Luning Formation (Upper Carnian), West Union Canyon, Shoshone Mountains, Nevada (CAMP 1976, 1980).

Diagnosis. – Very large ichthyosaur, adult length exceeds 12 m, very long but robust snout, foramen parietale between frontal and parietal, coronoid very large, basioccipital with strongly convex condyle, fore- and hindfins essentially tridactyl, ulna very small in relation to radius, intermedium probably lost, scapula rather long and slender with reduced anterior and posterior extensions, thoracal and caudal vertebral centra very high, thoracals more than three times as high as long.

20. Genus: *Callawayia* gen. nov.

Type-species: *Shastasaurus neoscapularis* MCGOWAN, 1994a (Figs. 21, 26).
Distribution: Upper Triassic (Norian), Pardonet Formation, Peace Reach, Williston Lake, British Columbia, Canada (MCGOWAN 1994a).
Derivatio nominis: After the late Dr. R. M. CALLAWAY, who made a lot of important contributions to the knowledge of Triassic ichthyosaurs, particularly from North America.

Diagnosis. – Small ichthyosaur, total length probably around 2 m, parasphenoid reduced in size, basisphenoid enlarged, carotid foramen paired in basisphenoid, interpterygoid vacuities well developed, scapula with elongated dorsomedial blade and anterior and posterior extensions completely reduced, coracoids with clear medial symphysis, clavicle very slender, humerus short, forefin tridactyl, ulna small, intermedium possibly absent.

Discussion. – This taxon, described by MCGOWAN in 1994 as a new species of *Shastasaurus*, *Shastasaurus neoscapularis*, is one of the most interesting derived Triassic ichthyosaurs known. Additional specimens have been found by E. L. NICHOLLS (pers. comm.) and colleagues and are currently under study.

It has already been stated elsewhere (MAISCH 2000) that this species is not referrable to *Shastasaurus* but represents another genus. Its closest affinities evidently lie with the post-Triassic ichthyosaurs. Most important of all – and this was clearly recognized by MCGOWAN 1994 and his reason for choice of the specific name – it shares with them the shape of the scapula, with its elongated blade-like medial portion, reduced anterior and posterior extensions and superficial resemblance to the scapula of a terrestrial tetrapod. This character alone is clearly sufficient to exclude

Shastasaurus neoscapularis from the genus *Shastasaurus*, which has a more plesiomorphic scapula than even *Mikadocephalus* or *Californosaurus*. There are some similarities between *Shastasaurus neoscapularis* and *Shonisaurus popularis* in the shape of the coracoid, which is not so much similar to that of *Shastasaurus alexandrae* (McGowan 1994a) but to that of *Shonisaurus*. The coracoids of *Shastasaurus neoscapularis* also have an essentially straight medial margin, along which they meet to form a well-defined symphysis (McGowan 1994a, fig. 6). In the specimens of *Shastasaurus alexandrae*, where the coracoids are known (Merriam 1902, 1908) the medial margin of the bone is essentially rounded and no real symphysis is formed.

Little is known about the skull of *Shastasaurus neoscapularis*, but the angular is seen to form a considerable part of the external mandibular surface and the dentition consists of small, pointed teeth. The orbits are large and the snout is of moderate length. The latter two features might in part be correlated with the very probably juvenile status of the specimen (McGowan 1994a). The structure of the base of the skull is very interesting. The basisphenoid appears to form most of the basis cranii, whereas the parasphenoid forms the processus cultriformis and a posterior extension which separates the foramina for the carotis interna. As noted earlier (Maisch & Matzke 1997a) this is most reminiscent of the situation in *Temnodontosaurus*, and, if Camp's description is correct, similar to the situation in *Shonisaurus* as well.

The forefin of *Shastasaurus neoscapularis* is essentially tridactyl. Most of the third finger was certainly lost during excavation in the holotype specimen, as its presence is indicated by some bone fragments along the trailing edge of the fin (compare McGowan 1994a, 1997a). This is definitely shown by the newly discovered specimens (E. L. Nicholls pers. comm.). The humerus is similar to that of both *Shastasaurus* (Merriam 1902, 1908) and *Shonisaurus* (Camp 1980). In the fin, the radius is unnotched, as in *Shonisaurus* (Camp 1980) but in contrast to *Shastasaurus* (Merriam 1902), whereas the radial and all the more distal elements are notched in both *Shonisaurus* and *Shastasaurus neoscapularis* (Camp 1980; McGowan 1994a, 1997a), but the radial is unnotched in *Shastasaurus alexandrae* (Merriam 1902, 1908).

Although these latter differences are probably of minor importance, it is in summa clear, that *Shastasaurus neoscapularis* has more in common with *Shonisaurus popularis* on one and the post-Triassic ichthyosaurs on the other hand than with any of the described species of *Shastasaurus*. The small size of the animal, with a skull length of only 45 cm and a probable entire lenth of only 250 cm at maximum renders it likely that it could be a juvenile. It is, however, interesting in this context to compare *Shastasaurus neoscapularis* to the juvenile of *Temnodontosaurus* (probably *T. trigonodon*) (Maisch 1998a) formerly identified as *Leptopterygius integer* mut. *dissidens* by von Huene (1931a). This specimen has a presacral length (excluding the skull) of 55 cm, an orbital diameter of 12 cm, a postnarial skull length of 20 cm and a forefin 23,5 cm long. These measurements come close to those in the type of *Shastasaurus neoscapularis*, particularly the small size of the forefin as compared to the skull. Nevertheless, the juvenile *Temnodontosaurus* is certainly more immature, as it lacks notches in the first digit of the forefin and the coracoids are rounded and lack an anterior notch or well defined symphysis (von Huene 1931a; Maisch 1998a). It therefore appears likely, that the type of *Shastasaurus neoscapularis* is a juvenile of a larger-growing ichthyosaur, but that it did probably not exceed a length of 5 or 6 meters when fully grown. It is thus distinctly smaller than *Shonisaurus popularis* or *Temnodontosaurus*.

21. Genus: *Hudsonelpidia* McGowan, 1995

Type species: *Hudsonelpidia brevirostris* McGowan, 1995 (Figs. 26, 31).
Distribution: Upper Triassic (Norian), Pardonet Formation, Peace Reach, Williston Lake, British Columbia, Canada (McGowan 1995).

Diagnosis. – Small ichthyosaur, less than 2 m in length, snout short, orbits large, anterior neural spines very elongated, haemapophyses still ossified, spatium interosseum in forelimb reduced to foramen, fore- and hindfins at least tetradactyl, ischium and pubis elongate and slender, pubic foramen and notch entirely lost, tibia remains elongate.

22. Genus: *Macgowania* Motani, 1999b

Type species: *Ichthyosaurus janiceps* McGowan, 1996a (Figs. 4, 21, 26).
Distribution: Upper Triassic (Norian), Pardonet Formation, Peace Reach, Williston Lake, British Columbia, Canada (McGowan 1996a, type locality, holotype and isolated forefin, McGowan 1991, see Motani 1999b).

Diagnosis. – Medium-sized ichthyosaur, probably reaching 3 m in length, orbit large, naris very large, jugal-quadratojugal notch very deep, humerus with almost completely reduced anterior flange, zeugo- to autopodial elements form polygonal mosaic pattern, zeugopodials very short, enclose very small spatium interosseum, radius and most following anterior fin elements notched, three primary, one accessory postaxial digit.

23. Genus: *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889

Synonym: ?*Proteosaurus* Home, 1814.

Diagnosis. – Very large ichthyosaurs, exceeding 12 m in length, skull large with robust snout, maxilla long anterior to naris, postorbital skull segment long, carotid foramina paired in basisphenoid, separated by parasphenoid, processus cultriformis with strong ventral keel, forefins with three primary and one postaxial accessory digit, proximal elements form mosaic, more distal elements rather rounded, at least two notches in forefin, hindfin more than two thirds the length of forefin, tailbend not very strong (less than 35°).

Type species: *Temnodontosaurus platyodon* (Conybeare, 1822) Lydekker, 1889 (Figs. 4, 19a, 22, 26, 34).
Distribution: Lower Jurassic (Upper Hettangian-Lower Sinemurian), Lyme Regis, Dorset, England (Conybeare 1822; Hawkins 1840; Owen 1881; von Huene 1922; McGowan 1974a), Lower Sinemurian (Bucklandi Zone), Herlikofen near Schwäbisch Gmünd and (Turneri Zone) Dusslingen, Baden Württemberg, Germany (Berckhemer 1938; Maisch 1999), Arlon, Lorraine, Belgium (Godefroit 1993b).
Diagnosis. – Maxilla low, with straight suture to premaxilla, jugal and premaxilla not in contact, angular and surangular make up more than half of lateral mandibular surface, quadratojugal very high, contacts postfrontal, snout very long and slightly dorsally curved, teeth with mesial and distal carinae in adults, few notches in forefin.

Additional valid species. – *Temnodontosaurus trigonodon* (von Theodori, 1843) Lydekker, 1889 (Figs. 4, 13, 16, 17, 26, 31).
Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Unnersdorf near Banz (von Theodori 1843, type locality), Ansbach, Bavaria, Holzmaden, Ohmden, Schömberg, Dotternhausen, Schlierbach near Göppingen, Frittlingen, Reichenbach near Aalen, Baden-Württemberg, Germany (Fraas 1891; von Huene 1922, 1931a; Maisch 1998c), Lower Toarcian of Saint

Colombe, Yonne, France (Gaudry 1892), Upper Toarcian, Aalen, Baden-Württemberg, Germany (pers. obs. of SMNS material).

Diagnosis. – Maxilla low, with straight suture to premaxilla, jugal and premaxilla in contact, vomer short, angular and surangular of normal proportions, quadratojugal moderately high, does not reach postfrontal, snout very long and straight or slightly ventrally curved, teeth with two to four carinae in adults, most elements of first digit notched.

Temnodontosaurus acutirostris (Owen, 1840) Maisch, 1997 (Fig. 11)

Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Whitby, Yorkshire, England (Owen 1840, 1881; Seeley 1880).

Diagnosis. – Maxilla low, with straight suture to premaxilla, orbit relatively large, jugal contacts premaxilla, snout rather gracile and slender, ending in a pointed tip.

Temnodontosaurus nuertingensis (von Huene, 1931) Maisch & Hungerbühler, 1997

Distribution: Lower Jurassic (Lower Pliensbachian), Nürtingen, Baden-Württemberg, Germany (von Huene 1931a; Maisch & Hungerbühler 1997a, holotype only).

Diagnosis. – Maxilla high, with serrated suture to premaxilla, vomer very long, teeth without carinae, snout long and straight.

Temnodontosaurus eurycephalus McGowan, 1974 (Fig. 4)

Distribution: Lower Jurassic (Lower Sinemurian, Bucklandi Zone) of Lyme Regis, Dorset, England (holotype only, Owen 1881; McGowan 1974a).

Diagnosis. – Snout and lower jaw very short and high, jaws with few but very large teeth, orbit very small.

24. Genus: *Leptonectes* McGowan, 1996b

Synonym: *Leptopterygius* von Huene, 1922, nom. praeocc.

Diagnosis. – Skull with long and exceedingly slender snout but no distinct overbite, orbits very large but directed largely laterally and only slightly anteriorly, forefins without notches except in radius, with few usually rounded and rather widely spaced phalanges, hindfins less than two thirds of the length of the forefins.

Type species: *Leptonectes tenuirostris* (Conybeare, 1822) McGowan, 1996b (Figs. 5, 11, 17, 27, 32, 34).

Distribution: Uppermost Triassic (Rhaetian), Street, Somerset, England (neotype locality, McGowan 1974b) to Lower Jurassic (Hettangian-Sinemurian) of Lyme Regis, Dorset, England, Lower Sinemurian (Turneri Zone) of Dusslingen, Baden-Württemberg, Germany (von Huene 1922; Maisch 1999).

Diagnosis. – Small species never exceeding 4 m in length, snout very long.

Additional valid species. – *Leptonectes solei* (McGowan, 1993) McGowan, 1996b.

Distribution: Lower Jurassic (Upper Sinemurian, Obtusum Zone), Charmouth, Dorset, England (type-locality, McGowan 1993), Lower Sinemurian (Semicostatum Zone), Lyme-Regis, England (McGowan 1993).

Diagnosis. – Large species, exceeding 5 m in length, snout very long.

Leptonectes moorei McGowan & Milner, 1999.

Distribution: Lower Jurassic (Lower Pliensbachian), Seatown, Dorset, England (holotype only, McGowan & Milner 1999).

Diagnosis. – Small species, not exceeding 3 m in length, snout short.

The genus is also indicated in the Pliensbachian of Lorraine, Belgium (Godefroit 1992).

25. Genus: *Eurhinosaurus* ABEL, 1909

Synonym: *Excalibosaurus* McGOWAN, 1986

Diagnosis. – Large ichthyosaur, reaching > 6 m adult size, upper jaw extremely elongate and slender, lower jaw slender and weak, but much shorter, distinct overbite, orbits directed anterolaterally, temporal fenestrae extremely small, supratemporal very large and wide in dorsal view, reaches orbital margin, frontals covered by nasals in dorsal view, prefrontal very small, postfrontal large, postorbital skull region very narrow, postorbital lacks lamina posterior, quadratojugal with long posteromedial processus quadratus and pierced by foramen of unknown significance, palate with small interpterygoid vacuities, pterygoid short and wide, parasphenoid ends anterolateral to unpaired carotid foramen, lower jaw with long processus retroarticularis, fore- and hindfins long and slender, with three primary digits each, notches in leading edge present in variable number, hindfins more than two thirds the length of forefins, dorsal ribs not clearly double-headed, tailbend slight, no lunate tailfin, caudal vertebrae with cartilaginous chevrons.

Type species: *Eurhinosaurus longirostris* (VON JAEGER, 1856) ABEL, 1909 (Figs. 5, 11, 16, 17, 22, 27, 32, 35).

Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Holzmaden, Ohmden, Bad Boll, Aalen, Dotternhausen, Schömberg, Baden-Württemberg, Germany (VON JAEGER 1856; VON HUENE 1922, 1928, 1931b, 1951), Banz, Bavaria, Germany (VON THEODORI 1854; VON HUENE 1922); Whitby, Yorkshire, England (MANTELL 1851; McGOWAN 1994b), Dudelange, Luxembourg (GODEFROIT 1994), Pic-Saint-Loup, Montagne Noire (LAMAUD 1979) and Noirefontaine, Franche Comté (PHARISAT et al. 1993), France.

Diagnosis. – Overbite very strong, mandible less than 60 % of skull lenth, forefin extremely long and slender.

Additional valid species. – *Eurhinosaurus costini* (McGOWAN, 1986) comb. nov.

Distribution: Lower Jurassic (Lower Sinemurian, Bucklandi Zone), Lilstock, Somerset, England (McGOWAN 1986, holotype only).

Diagnosis. – Overbite moderate, mandible exceeding 60 % of skull length, forefin moderately long and slender.

26. Genus: *Suevoleviathan* MAISCH, 1998

Diagnosis. – Large ichthyosaurs, adult size more than 4 m, skull low, orbit medium-sized, premaxilla and dentary with well developed grooves extending in alternating fashion from fossa praemaxillaris and fossa dentalis, maxilla short anteriorly, jugal robust and short, squamosal large, forming most of posterior margin of cheek and reaching down to ventral margin of skull, processus quadratus of quadratojugal thus apparently separated from the main body of the bone, pre- and postfrontal subequal in size, teeth robust and crenulated in typical fashion, only 42–44 presacral vertebrae, postflexural segment of tail very long and flexible, neural arches of posterior thoracal region very low with expanded processus spinosi, rib articulation of thorax unicipital posteriorly, interclavicle unossified, forefin with three primary digits, third digit subdivided into three secondary rays, no notches in leading edge of forefin, digits of forefin fanning out distally, most autopodial elements rounded and widely spaced, pelvis tripartite, pubis slender and curved, ischium broad and subrectangular, hindfin tridactyl, most elements of first digit notched.

Type species: *Suevoleviathan disinteger* (VON HUENE, 1926a) MAISCH, 1998 (Figs. 5, 27, 32, 35).

Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Holzmaden, Baden-Württemberg, Germany (VON HUENE 1926a; MAISCH 1998a, in press a).

Diagnosis. – Maxilla forms largest part of ventral narial margin and takes part in anteroventral orbital margin, posterior maxillary and dentary teeth reduced, processus ventralis posterior of lacrimal short, jugal very robust, secondary premaxillary and dentary fossae very clear and regular, angular high posteriorly, dorsal contour of skull very flat, 44 presacrals, 88 preflexurals, anterior thoracal and cervical processus spinosi rather high and slender, coracoid with minimal craniolateral incision, ilium with wing-shaped anterior process.

Additional valid species. – *Suevoleviathan integer* (BRONN, 1844) MAISCH, 1998 (Fig. 5).

Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Holzmaden, Baden-Württemberg, Germany (VON HUENE 1926a; MAISCH 1998a, in press a).

Diagnosis. – Maxilla low, reaches neither naris nor orbit, posterior maxillary and dentary teeth not reduced, lacrimal with long processus ventralis posterior, jugal slender, secondary premaxillary and dentary fossae irregular and not very well developed, angular very low posteriorly, dorsal countour of skull moderately vaulted, 42 presacrals, (?) less than 88 preflexurals, anterior thoracal and cervical processus spinosi rather short, coracoid rounded, ilium without anterior process.

27. Genus: *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821

Synonyms: *Eurypterygius* JAEKEL, 1904
Protoichthyosaurus APPLEBY, 1979

Diagnosis. – Moderately large to large ichthyosaurs, skull length between 30 and 60 cm, quadratojugal with long processus quadratus, humerus robust and short, forefin with four primary digits and postaxial accessories, fin elements form a completely closed polygonal mosaic pattern in the fore- and hinfin, except the distal tips, coracoid with anterior and posterior notches, about 44 presacral vertebrae, neural spines of thoracal vertebral column long.

Type species: *Ichthyosaurus communis* CONYBEARE, 1822 (Figs. 6, 11, 13, 16, 22, 27, 32).

Distribution: Lower Jurassic (Hettangian – Lower Sinemurian) of Lyme Regis, Dorset and Street, Somerset, England (MCGOWAN 1974b), Upper Sinemurium, Lorraine, Belgium (GODEFROIT 1996).

Diagnosis. – Large species, skull reaching more than 60 cm in length, snout robust and moderately long, orbit moderately large, less than 20 maxillary teeth, teeth robust and curved, with blunt tips, roots never abruptly expanding, lacrimal with enormous anterior extension below premaxilla, jugal with rounded cross-section, quadratojugal moderately short dorsoventrally, quadrate ascending plate robust.

Additional valid species. – *Ichthyosaurus intermedius* CONYBEARE, 1822 (Figs. 6, 17, 35).

Distribution: Lower Jurassic (Hettangian or Sinemurian), Lyme Regis (CONYBEARE 1822, type, lost), Street near Somerset (OWEN 1881; APPLEBY 1979), ?Lower Jurassic, ?Whitby, Yorkshire, England (MAISCH 1997b).

Diagnosis. – Small species, skull less than 40 cm in length, skull proportions similar to *I. communis*, number of maxillary teeth much larger than 20, teeth heavily striated, crowns very long and slender, roots often expanding rather abruptly, posterior maxillary teeth situated below orbit and distinctly recurved, jugal with dorsoventrally compressed suborbital ramus with lateral ridge, quadratojugal very short dorsoventrally, ascending plate of quadrate very delicate.

Ichthyosaurus breviceps OWEN, 1881 (Fig. 6).

Distribution: Lower Jurassic (Lower Sinemurian, Bucklandi Zone), Lyme Regis, Dorset, England (type, MCGOWAN 1974b), Upper Hettangian – Lower Sinemurian, Lyme Regis (additional specimens).

Diagnosis. – Orbit very large, snout extremely short, less than 20 maxillary teeth, teeth robust and large, maxilla with small processus postnarialis, premaxilla with long processus supranarialis reaching prefrontal.

Ichthyosaurus conybeari LYDEKKER, 1888 (Fig. 6).
Distribution: Lower Jurassic (Hettangian – Lower Sinemurian), Lyme Regis, Dorset, England (McGOWAN 1974b).
Diagnosis. – Orbit large, skull and particularly snout exceedingly delicate and fragile, skull extremely high-crowned, less than 20 maxillary teeth, teeth slender and very pointed.

The genus has also been announced from the Lower Jurassic Nordegg Formation of Alberta (McGOWAN 1978) and the Lower Sinemurian of the Langenbrückener Senke, Baden-Württemberg, Germany (REIFF 1935; MAISCH 1999).

28. Genus: *Stenopterygius* JAEKEL, 1904 emend. VON HUENE, 1922

Diagnosis. – Moderately sized longipinnate, maximum length around 4 m, postorbital skull region very short, fenestra temporalis large, maxilla short, excavatio internasalis not very clear, quadratojugal short, with short, posteromedially directed processus quadratus, parabasisphenoid with unpaired carotid foramen posterior to which there is a depression subdivided by a ridge, basioccipital with well developed cuneiform process, no clear stapedial facets, palatine small, pterygoid with processus postpalatinalis, forefins with four primary and fifth postaxial finger, at least two elements notched, humerus slender, pelvis bipartite, hindfins with three primary digits, a postaxial fourth accessory, 44–46 presacral vertebrae, thoracal ribs clearly bicipital, postflexural tail segment always shorter than preflexural segment, no haemapophyseal facets in caudal vertebrae.

Type species: *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1856) JAEKEL, 1904 (Figs. 7, 22, 27, 32, 35).
Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Holzmaden, Ohmden, Frittlingen, Zell, Bad Boll, Baden-Württemberg, Germany (QUENSTEDT 1856; FRAAS 1891; VON HUENE 1922, 1931b; GODEFROIT 1994; HUNGERBÜHLER 1994; MAISCH 1998c), Dudelange, Bettembourg, Scouweiler, Luxembourg (GODEFROIT 1994).
Diagnosis. – Juveniles with numerous small teeth, adults lack dentition largely or entirely, snout long and robust, always longer than 2/3 skull length, often longer than 2/3 lower jaw length, orbit moderately large, high-crowned skull profile, maxilla does not reach naris, postfrontal and frontal in contact, head smaller than 1/3 preflexural length, forefins moderately large, mostly about 2/3 lower jaw length, body in adults stout with very long ribs.

Additional valid species. – *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881) VON HUENE, 1939 (Figs. 7, 12, 16).
Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Curcy, Normandie, France (type locality, OWEN 1881), La Caîne, Normandy (EUDES-DESLONGCHAMPS 1877; MAZIN 1988), Holzmaden, Schömberg, Baden-Württemberg, Banz, Altdorf, Bavaria, Germany (VON HUENE 1922, 1931b; GODEFROIT 1994; MAISCH 1998c); Bettembourg, Dudelange, Bascharage, Esch-sur-Alzette, Luxembourg (GODEFROIT 1993a, 1994), Teysachaux, Fribourg, Switzerland (VON HUENE 1939), Whitby, Yorkshire, England (OWEN 1881; GODEFROIT 1994; pers. obs.).
Diagnosis. – Orbit moderately large, snout very long, always longer than 2/3 lower jaw length, very delicate and slender, dentition in adult animals retained but consisting of very small teeth, maxilla high, reaches naris, frontals very reduced and narrow, parietal reaches nasal, high-crowned skull, forefins small and rounded, about 2/3 lower jaw length or somewhat less, skull much less than 1/3 preflexural length, body slender, ribs short.

Stenopterygius hauffianus VON HUENE, 1922 (Fig. 7).
Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Holzmaden, Ohmden (VON HUENE 1922; 1931b; GODEFROIT 1994; MAISCH 1998c); Dudelange, Bascharage, Luxembourg (GODEFROIT 1994), Ilminster, Somerset, England (McGOWAN 1978).

Diagnosis. – Orbit very large, snout short, 2/3 skull length at maximum, mostly much less, maxilla high, frontal and postfrontal in contact, nasals short, maxillary dentition strong, moderately large teeth in posterior dentary and premaxilla, very small anterior teeth, only half the size of the maxillary teeth, highly vaulted orbital skull segment, head always shorter than 1/3 preflexural length, small, rounded forefins, body slender, ribs short.

Stenopterygius megalorhinus VON HUENE, 1922 (Fig. 7).
Distribution: Lower Jurassic (Lower Toarcian), Holzmaden, Bad Boll, Baden-Württemberg, Germany (VON HUENE 1922; MAISCH 1998c).
Diagnosis. – Orbit moderately large, dentition strong, teeth large to very large, never – even in very large, old adults – even remotely reduced, snout long, always longer than 2/3 skull length, usually about 2/3 lower jaw length, high and robust, maxilla usually high but never reaches naris, low-crowned skull, postfrontal and frontal in contact, skull has about 1/3 preflexural length, forefins long and slender, always longer than 2/3 lower jaw length.

The genus has also been described from the Upper Toarcian (Aalensis Zone) of Aveyron, Southern France (SANDER & BUCHER 1993) and the Lower or Middle Lias of Mickleton, Gloucester, England (MCGOWAN 1978). Undescribed material from the Lower Aalenian of Heiningen near Göppingen, Baden-Württemberg, Germany may also belong to *Stenopterygius* (pers. obs. of SMNS and GPIT material).

29. Genus: *Chacaicosaurus* FERNÁNDEZ, 1994

Type species: *Chacaicosaurus cayi* FERNÁNDEZ, 1994.
Distribution: Middle Jurassic (Early Bajocian), Los Molles Formation, Chacaico Sur, Neuquen, Argentina (holotype only).

Diagnosis. – Skull with large orbit and very long snout, lateral ridges on premaxillary rostrum, dentition lost in adults, forefin with three primary and accessory postaxial digit, most elements of leading edge notched, phalanges of rectangular-polygonal rather than rounded shape.

Discussion. – This genus was described from an incomplete skeleton, including a much mutilated skull and almost complete forefin, from the Early Bajocian Los Molles Formation of Chacaico Sur, Neuquen, Argentina (FERNÁNDEZ 1994). It is only known from this, the holotype specimen (MOZ 5803) so far. It was not assigned to a particular family by FERNÁNDEZ (1994). The cranial measurements given in that publication have been found by us to agree almost perfectly with those of *Ophthalmosaurus icenicus* (based on an articulated three-dimensional skull in the GPIT), the only difference is, that the orbit is slightly smaller and the snout slightly longer in *Chacaicosaurus*, but these differences could only account for a specific distinction between the two (skull length in both the holotype of *Chacaicosaurus* and the GPIT *Ophthalmosaurus* is 98 cm, prenarial length is 64 cm in both, snout length is 76 cm in *Ophthalmosaurus*, 79 cm in *Chacaicosaurus*, orbital diameter is 13 cm in *Chacaicosaurus* and 15 cm in *Ophthalmosaurus*). The snout is considerably longer and the orbit considerably larger than in any of the Lower Jurassic species of the genus *Stenopterygius*.

The forefin, however, is principally similar to that of *Stenopterygius* and if found in the Posidonia Shale of Southern Germany would probably have been assigned to this genus. As in *Stenopterygius* there are 4 digits which articulate with the proximal carpals and the fin is of the "longipinnate" type, that is, only one digit is fully articulated to the intermedium. Most of the autopodial elements are rectangular rather than rounded in shape and form a relatively tightly fitting mosaic pattern. There is one postaxial accessory digit which does not articulate with the proximal carpal row. There is no preaxial accessory digit and only the radius and ulna establish contact to the humerus proximally. Most elements of the first digit are notched.

In all these characters, *Chacaicosaurus* agrees very well with *Stenopterygius* but is markedly distinguished from *Ophthalmosaurus*. It appears as if *Chacaicosaurus cayi* is one of the rare forms which are true structural intermediates. It combines a typical ophthalmosaur skull with very long snout and reduced dentition with a typically stenopterygian forefin. The discovery of this taxon in strata intermediate in age between those from which *Stenopterygius* (?Pliensbachian, Toarcian, ?Aalenian) and those from which *Ophthalmosaurus* are known (Bajocian-Tithonian) makes its interpretation as a relatively advanced stenopterygiid/basal ophthalmosaurid even more plausible.

Unfortunately the type material does not allow to assess important characters distinctive of this clade, such as the fused ischiopubic plate or the processus postpalatinalis of the pterygoid. Nevertheless, there is nothing in the known parts of the skeleton which precludes an identification of *Chacaicosaurus* as a stenopterygiid, and it is therefore tentatively referred to that family. The presence of lateral ridges on the premaxillaries (FERNÁNDEZ 1994) is a character unique to *Chacaicosaurus*. Before there is more material available, the genus should therefore be allowed to stand, although it could almost equally well be referred to *Stenopterygius* as a particularly derived species.

30. Genus *Aegirosaurus* BARDET & FERNÁNDEZ, 2000

Type species: *Aegirosaurus leptospondylus* (WAGNER, 1853)
Distribution: Upper Jurassic (Lower Tithonian), Solnhofen Limestone Formation, Langenaltheim, Apfeltal, Solnhofen, Bavaria, Germany.

Diagnosis. – Medium-sized ichthyosaur (known specimens are probably all juveniles) less than 2 m long, snout gently merging into skull roof, external naris bilobate, postorbital skull segment very short, squamosal reduced and delicate, dentition not reduced, tooth crowns smooth, humerus with distal articulation facet for intermedium (neotype only), anterior preaxial accessory finger present which does not contact humerus, 5 primary digits in forefin, hindfin with three primary digits and one postaxial accessory, ischiopubic plate present.

Discussion. – The genus *Aegirosaurus* was introduced by BARDET & FERNÁNDEZ (2000) as a valid generic designation for the Solnhofen ichthyosaurs generally referred to as "*Macropterygius*" (a genus which is a nomen dubium). As the type material of *Ichthyosaurus leptospondylus* WAGNER, 1873, the only previously described Solnhofen species based on diagnostic material, was destroyed in World War II they selected a complete skeleton in the SCHWEGLER private collection as the neotype for this species (in our opinion this decision is somewhat problematic, as type specimens should be kept in public collections). A second specimen in the Munich collection was referred to the same taxon. Differences between the two specimens were explained as ontogenetic variation.

In our opinion it is doubtful, however, whether these two specimens are conspecific. They differ in several important characters, particularly of the skull and forefin. As we had no opportunity to study the neotype in detail our codings of *Aegirosaurus* are based exclusively on the Munich specimen and a yet undescribed specimen in the SMNS collection. The possibility of taxonomic differences between these specimens, which are certainly conspecific, and the neotype of *Aegirosaurus* should be kept in mind in this context. A clarification of this matter is, however, beyond the scope of the present paper.

31. Genus: *Ophthalmosaurus* SEELEY, 1874

Synonyms: *Sauranodon* MARSH, 1879 nom. praeocc.
Baptanodon MARSH, 1880
Apatodontosaurus MEHL, 1927
Ancanamunia RUSCONI, 1942
Paraophthalmosaurus ARKHANGELSKY 1997
Yasykovia EFIMOV, 1999
Undorosaurus EFIMOV, 1999
Mollesaurus FERNÁNDEZ, 1999

Diagnosis. – Large ichthyosaur, between 3 and 6 m in length, skull with long snout and very large orbit, postorbital skull segment very short, dentition reduced in adults, maxilla takes part in external naris, thoracal vertebrae very short and high, scapula widened proximally, forefin with well developed preaxial accessory finger which contacts humerus in additional facet, no notches in leading edge of forefin, most autopodial elements rounded and very thick, pelvis bipartite, hindfins very small.

The numerous described species differ only marginally and definite diagnoses have to await a thorough revision. The following are provisionally accepted as valid, but largely for geographic and stratigraphic reasons only.

Type species: *Ophthalmosaurus icenicus* SEELEY, 1874, Middle Jurassic, England, France (Figs. 8, 12, 13, 19 c-f, 23, 28, 32).

Additional species provisionally regarded as valid: *Ophthalmosaurus natans* (MARSH, 1879), Upper Jurassic, Wyoming (Figs. 8, 12, 13, 16, 19 g-k, 23, 28, 35).
Ophthalmosaurus saveljeviensis (ARKHANGELSKY, 1997) comb. nov., Upper Jurassic, Russia (Figs. 23, 28).
Ophthalmosaurus yasykovi (EFIMOV, 1999) comb. nov., Upper Jurassic, Russia (Figs. 23, 28, 32).
Ophthalmosaurus gorodischensis (EFIMOV, 1999) comb. nov., Upper Jurassic, Russia (Figs. 23, 28).
Ophthalmosaurus periallus (FERNÁNDEZ, 1999) comb. nov., Middle Jurassic, Argentina.

32. Genus *Caypullisaurus* FERNÁNDEZ, 1997

Type species: *Caypullisaurus bonapartei* FERNÁNDEZ, 1997 (Figs. 23, 28, 35).
Distribution: Upper Jurassic (Lower Tithonian), Vaca Muerta Formation, Cerro Lotena, Neuquen, Argentina.

Diagnosis. – Large ichthyosaur, exceeding 3 m in length, skull with very large orbit and short postorbital skull segment, dentition reduced in adults, forefin with elements forming closely fitting mosaic pattern, more than one well developed preaxial finger the posteriormost of which contacts humerus in additional facet, up to 8 fingers in total, ulna much smaller than radius.

Discussion. – This ichthyosaur genus was described on the basis of two incomplete skeletons from the Lower Tithonian Vaca Muerta Formation of Cerro Lotena, Neuquen, Argentina (FERNÁNDEZ 1997) and additional material, including a good skull, was recently described by FERNÁNDEZ (1998), making this one of the better known Upper Jurassic ichthyosaurs.

It clearly is a valid genus, although it shares certain features with both *Ophthalmosaurus* and *Platypterygius*, and it is evidently a highly derived ichthyosaur. The forefins are characterized by being much larger than the hindfins, a humerus with well-developed trochanter dorsalis and three articulatory facets, well developed pre- and postaxial accessory fingers and a rather tightly fitting pattern of the fin elements. The latter feature reminds of *Platypterygius*, whereas the three articulatory facets also recall *Ophthalmosaurus* (KIRTON 1983 in MCGOWAN 1997b). The skull, however, shows closest resemblance to *Ophthalmosaurus*, the maxilla is, apparently, very short and does not even extend anterior to the external naris (FERNÁNDEZ 1997) and the dentition is almost completely reduced in adults (FERNÁNDEZ 1997, 1998).

When *Caypullisaurus* is introduced into the phylogenetic analysis, it forms a clade with *Ophthalmosaurus*, the two together forming the sister-group to *Brachypterygius* and *Platypterygius*.

33. Genus: *Brachypterygius* VON HUENE, 1922

Synonyms: *Grendelius* MCGOWAN, 1976
Otschevia EFIMOV, 1998

Diagnosis. – Large ichthyosaur, exceeding 5 m in total length, skull with moderately large orbit, large, well developed dentition retained in adults, maxilla very long anterior to external naris, from which it is separated, forefin with well developed pre- and postaxial accessory fingers, intermedium contacts humerus and forms third medial facet.

Type species: *Brachypterygius extremus* (BOULENGER, 1904) VON HUENE, 1922 (Fig. 29).
Distribution: Upper Jurassic (Kimmeridgian), Kimmeridge Clay, area of Bath, England (holotype only).
Diagnosis. – Forefin very short and wide, humerus rather short.

Additional valid species. – *Brachypterygius mordax* (MCGOWAN, 1976) MCGOWAN, 1997 (Figs. 9, 29).
Distribution: Upper Jurassic (Kimmeridgian), Kimmeridge Clay, Norfolk (holotype), Kimmeridge Bay, Dorset, England (MCGOWAN 1976, 1997b).
Diagnosis. – Forefin very short and wide, humerus even shorter and stouter than in *B. extremus*.

Brachypterygius pseudoscythius (EFIMOV, 1998) comb. nov. (Figs. 23, 29).
Diagnosis. – Upper Jurassic (Upper Tithonian, Pseudoscythia Zone), Ulyanovsk, Volga region, Russia (holotype, EFIMOV 1998), Saratov, Russia (ARKHANGELSKY 1998a).
Diagnosis. – Forefin elongate, humerus slender.

Discussion. – The type species of the genus is currently only known from the holotype, an isolated forefin (BMNH R3177), allegedly from the Kimmeridge Clay of England. Of *B. mordax* there is a skull with some attached postcrania (the holotype of *Grendelius mordax*, decribed by MCGOWAN 1976, SMC J 68516) and an incomplete skeleton (BRSMG Ce 16696), both equally from the English Kimmeridge Clay. Recently, two new ichthyosaur species have been described from the Russian Upper Jurassic, *Brachypterygius zhuravlevi* (ARKANGELSKY, 1998a) and *Otschevia pseudoscythia* (EFIMOV, 1998). They are clearly conspecific and referrable to the genus *Brachypterygius*, as correctly recognized by ARKHANGELSKY (1998a). Although very similar to the English species, differences in the detailed structure of the fin suggest that it is a third valid species of *Brachypterygius*. It is known from an incomplete skeleton from the Tithonian of Ulyanovsk, Russia (the holotype of *Otschevia pseudoscythia*), including parts of the skull and dentition, much of the vertebral column, a complete shoulder girdle and almost complete forelimbs, and an incomplete paddle (the holotype of *Brachypterygius zhuravlevi*) from the Tithonian of Saratov, Russia.

Brachypterygius is obviously one of the rarest and least well known post-Triassic ichthyosaurs and much about its osteology remains to be learned. The basis cranii is fortunately known (McGowan 1976) and it is well advanced, with the parasphenoid ending anterior to the unpaired carotid foramen. The skull shows some distinctive features. The postorbital skull region is short and the quadratojugal appears to be a small and largely covered component of it (McGowan 1976). The teeth are large and numerous and, as in *Platypterygius*, show no tendency of reduction, as they do in *Stenopterygius quadriscissus*, *Ophthalmosaurus*, *Caypullisaurus* and *Chacaicosaurus*. They are best described by Efimov (1998) in *B. pseudoscythius*, where they show close similarity to the teeth of *Platypterygius*, including a subrectangular cross section of the root. In general, the skull is otherwise much like that of a *Stenopterygius* or *Ichthyosaurus*, except for the very long, splint-like anterior extension of the maxilla. This is certainly not a primitive feature but appears to be a reversion which is equally found in *Platypterygius* (where it was incorrectly interpreted as plesiomorphic by Maisch 1998b). The palate is, unfortunately, unknown, but the build of the basis cranii suggests that it was very similar to that of other post-Triassic ichthyosaurs, with large interpterygoid vacuities and the basis cranii uncovered by the pterygoids, and *Brachypterygius* was coded accordingly for the derived state with respect to these characters. Whether there was a processus postpalatinalis of the pterygoid, as in *Stenopterygius* or *Ophthalmosaurus* remains, however, unknown. The pelvic girdle is equally unknown in *Brachypterygius* so it cannot be told whether it possessed a bipartite pelvis, as *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus* and *Platypterygius* (Nace 1939). The forefins of *Brachypterygius* are the most diagnostic portion of the skeleton known. It shows a unique middle facet for the intermedium on the humerus (Boulenger 1904; von Huene 1922; McGowan 1997b; Arkhangelsky 1998a; Efimov 1998) and therefore certainly merits the status of a separate genus. Such a middle intermedium facet of the humerus is also found in the neotype of *Aegirosaurus leptospondylus*, which raises the question of a close relationship between this genus and *Brachypterygius* (see also Bardet & Fernández 2000).

The forefin is further characterized by its "latipinnate" configuration and the presence of a well-developed preaxial accessory digit. The latter feature is uniquely shared with *Aegirosaurus*, *Ophthalmosaurus*, *Platypterygius* and *Caypullisaurus* (in the latter two there may be even more than one preaxial accessory) and indicates a quite close relationship between all these taxa. The typical mosaic pattern of the meta- and autopodial elements found in *Platypterygius* and *Caypullisaurus* is lacking in *Brachypterygius extremus* and *B. mordax* but closely approached by *B. pseudoscythius* from Russia (Efimov 1998, fig. 4). In *B. extremus* the digital elements are more widely spaced and with rather rounded margins, and in this respect the fin resembles *Ophthalmosaurus* more closely. The most probable phylogenetic position of *Brachypterygius* is that it forms a clade with *Platypterygius* and (*Caypullisaurus* +

Ophthalmosaurus). To which of these it is most closely related remains, however, a matter of some debate and final clarification must await more information on its osteology. In our analysis it accordingly forms a trichotomy with *Platypterygius* and the *Caypullisaurus*/*Ophthalmosaurus* clade.

34. Genus: *Nannopterygius* von Huene, 1922

Type species: *Nannopterygius enthekiodon* (Hulke, 1871) von Huene, 1922
Distribution: Upper Jurassic (Kimmeridgian), Kimmeridge Bay, Dorset, England (Hulke 1871); probably also from the Lower Tithonian, Solnhofen Limestone Formation, Daiting, Bavaria (Frickhinger 1994).

Diagnosis. – Moderately large ichthyosaur, snout long and very slender, dentition well developed, fore- and hindfins extremely reduced, forefin less than half mandibular length, neural spines elongated.

Discussion. – *Nannopterygius enthekiodon* was described by Hulke (1871) on the basis of a poorly preserved but largely complete skeleton from the Kimmeridge Clay of Dorset. The genus is, without doubt, valid, as is shown by the extreme size reduction of the fore- and hindfins, which is reflected in the generic name. The anterior caudal spinal processes are, judging from Hulke's (1871) figure, unusually long for a post-Triassic ichthyosaur and, together with the tiny fins, suggest an unusual form of locomotion in this peculiar animal. A second skeleton of *Nannopterygius* was figured by Frickhinger (1994) from the Lower Tithonian Solnhofener Plattenkalk of South Germany. The specimen, the main slab of which is preserved in the Jura Museum Eichstätt, whereas the counterslab – which shows a distinct tailbend – is in the Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe (E. Frey, pers. comm.), remains undescribed at present. Very little can be said concerning the phylogenetic position of the genus at present, except that the lack of haemapophyses and the short postorbital skull region, as well as the lack of a preaxial accessory digit suggest that it is a relatively primitive "*Stenopterygius*-grade" ichthyosaur.

35. Genus: *Platypterygius* von Huene, 1922

Synonyms: *Myopterygius* von Huene, 1922
Myobradypterygius von Huene, 1926b
Simbirskiasaurus Ochev & Efimov, 1985
Plutoniosaurus Efimov, 1997
Longirostria Arkhangelsky, 1998
Tenuirostria Arkhangelsky, 1998
Pervushovisaurus Arkhangelsky, 1998

Diagnosis. – Large ichthyosaur, adult size up to 9 m, skull low-crowned, long snout, small orbit, long postorbital region, maxilla extremely long anteriorly, strong dentition, roots of teeth quadrangular in cross-section, external naris subdivided, septomaxilla well ossified, squamosal lost, condylus occipitalis semihemispherical, area extracondylaris extremely reduced, atlas-axis co-ossified with third cervical vertebra, intercentra not differentiated, humerus with very strong trochanter dorsalis, two or three distal facets, anterior and posterior accessory digits well developed, all podial elements very thick, forming close-fitting polygonal mosaic pattern as in *Ichthyosaurus*, pelvis and hindfin little known but apparently extremely reduced, caudal peduncle short.

As in *Ophthalmosaurus* numerous species have been described, and the validity of most is far from well established. Usually for geographical and stratigraphical reasons, we provisionally accept the species listed below as valid, pending a thorough revision of the genus.

Type species: *Platypterygius platydactylus* (BROILI, 1907) VON HUENE, 1922, Lower Cretaceous, Germany (Figs. 19 b, 29).

Additional species provisionally regarded as valid: *Platypterygius hauthali* (VON HUENE, 1926b) MCGOWAN, 1972, Lower Cretaceous, Argentina.
Platypterygius americanus (NACE, 1939) ROMER, 1968, Lower Cretaceous, Wyoming (Fig. 9).
Platypterygius hercynicus KUHN, 1946, Lower Cretaceous, Germany (Fig. 29).
Platypterygius kiprijanoffi ROMER, 1968, Lower Cretaceous, Russia.
Platypterygius birjukovi (OTSCHEV & EFIMOV 1985) comb. nov., Lower Cretaceous, Russia.
Platypterygius longmani WADE, 1990, Lower Cretaceous, Queensland (Figs. 9, 13).
Platypterygius bedengensis (EFIMOV, 1998) comb. nov., Lower Cretaceous, Russia (Figs. 23, 29).
Platypterygius bannovkensis ARKHANGELSKY, 1998, Upper Cretaceous, Russia (Fig. 9).

Discussion. – The genus *Platypterygius* is the only currently recognized genus of Cretaceous ichthyosaurs and the majority, if not all specimens known from that period and described from all around the world belong to it (MCGOWAN 1972a; WADE 1984, 1990; ARKHANGELSKY 1998b). The best-known species are *Platypterygius longmani* WADE, 1990 from the Aptian of Queensland (MCGOWAN 1972a; WADE 1984, 1990) and *Platypterygius americanus* from the Lower Cretaceous of Wyoming (NACE 1939, 1941; ROMER 1968; MCGOWAN 1972a). The type-species, *P. platydactylus* was originally known from a fairly complete skeleton (BROILI 1907), but it was destroyed as part of the Hamburg collection in World War II and there is currently no specifically diagnostic additional material known which can be referred to it.

ARKHANGELSKY (1998b) recently proposed a subdivision of the genus into four subgenera, but this is abandoned here. ARKHANGELSKY's diagnoses are insufficient. The characters on which the subgenera are based are largely related to skull proportions or minute differences in fin morphology. Although these are sufficient to recognize different species, the same could be applied, e.g. to *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius*, where almost any of the known species would necessitate a subgenus of its own (*Stenopterygius hauffianus* and *S. longifrons* are, e. g. much more different in skull proportions than any of the species of *Platypterygius*, cf. GODEFROIT 1994; MAISCH 1998c). We therefore regard it as premature to establish a division of the genus *Platypterygius*, although, considering the unusually high number of species, this appears to be necessary when more information is available and more thorough comparative work has been done. It has to be based, however, on proper phylogenetic argumentation. At any rate, if a subdivision should become necessary, *Myopterygius* VON HUENE, 1922 is the oldest available name and should be used instead of creating an unnecessary plethora of "new taxa".

Platypterygius is obviously a very advanced ichthyosaur. MAISCH (1998a) suggested that it was rather plesiomorphic, because of the long anterior extension of the maxilla and the rather long postorbital skull region, features which are generally absent in the more derived post-Triassic ichthyosaurs. Whereas the long anterior extension of the maxilla is a valid character, the length of the postorbital skull region is probably overexaggerated in *P. americanus* due to dorsoventral compression and deformation (ROMER 1968) or could be in part specifically autapomorphic. In *P. longmani* (MCGOWAN 1972a; WADE 1984, 1990) the postorbital skull segment is not remarkably longer than in, e. g. *Ichthyosaurus communis*. The long anterior extension of the maxilla is also found in *Brachypterygius mordax* (McGowan 1976, 1997b), another obviously highly derived and late (Upper Jurassic) ichthyosaur, and, as suggested above, might be the result of a reversal rather than a retained plesiomorphy. The extent of the maxilla shows undoubtedly a general trend of reduction in the phylogeny of ichthyosaurs, but is probably not a very reliable character for large-scale phylogenetic analyses, particularly if it is regarded almost in isolation.

Maisch (1998b) also noted, that the forefins of *Platypterygius* are of the longipinnate type and could be derived from those of *Temnodontosaurus* by the addition of pre- and postaxial accessories. This is certainly true, and McGowan (1972a) spoke of *Platypterygius* as a "longipinnate in latipinnate clothing". The feature clearly distinguishes *Platypterygius* from *Ophthalmosaurus* and *Brachypterygius*, which are typical latipinnates, on a generic level. It can, however, also not be looked at in isolation. Nace (1939) described the pelvic girdle of *P. americanus* and found only two bones, a slender illium and an exceedingly reduced ischiopubis, even lacking a foramen oblongum. This is, certainly, a highly derived character in which *Platypterygius* is even more advanced than *Ophthalmosaurus* or *Stenopterygius*. The basis cranii of *Platypterygius* shows a reduced parasphenoid and unpaired carotid foramen (Bardet 1989; Wade 1990), the tailbend of *Platypterygius* is very well developed, the tail is short in relation to the body. There are, certainly autapomorphously, 54 presacral centra in *P. platydactylus* and the trunk is very elongated in this ichthyosaur (Broili 1907). In *P. longmani*, only 46 presacrals are recorded (Wade 1990), and as this number is similar to the presacral counts of all other post-Triassic genera it is taken as representing the grundplan condition of *Platypterygius*, which was therefore coded as possessing less than 50 presacrals in the analysis.

The hindfins, as far as it is known, are much smaller than the forefins. The rib articulations of the presacral vertebrae are universally bicipital, there are no haemapophyses or haemapophyseal facets, the quadratojugal is largely covered by adjacent elements and the squamosal appears to be vestigial or even entirely lost (Romer 1968; Wade 1990; Maisch 1998b). In all these features, *Platypterygius* is at least as highly derived as *Stenopterygius* and set widely apart from *Temnodontosaurus*. It furthermore shares the unique condition of well-developed preaxial accessory digits with *Aegirosaurus*, *Brachypterygius*, *Ophthalmosaurus* and *Caypullisaurus*, and, at least in some species (*P. americanus*, *P. longmani*), there is even an additional preaxial facet on the humerus as in *Ophthalmosaurus* and *Caypullisaurus* (McGowan 1972a). There can be no doubt that *Platypterygius* is one of the most highly derived ichthyosaurs known, which is well in accordance with the late stratigraphic occurence of the genus, and its placement as a very plesiomorphic form by Maisch (1998b) was certainly in error, resulting from the too restricted set of characters chosen to establish phylogenetic relationships among post-Triassic ichthyosaurs. The Russian genera *Simbirskiasaurus* Ochev & Efimov, 1985 and *Plutoniosaurus*, recently erected by Efimov (1998), are referrable to *Platypterygius* for reasons discussed below.

5.2. Invalid ichthyosaur genera currently still in use

Pessopteryx WIMAN, 1910

Omphalosaurid, non-ichthyosaurian (see discussion on *Rotundopteryx* gen. nov. in chapter 5. 1.)

Type-species: *Pessopteryx nisseri* WIMAN, 1910.

Isfjordosaurus MOTANI, 1999b

Probably ichthyosaurian.

Type-species: *Pessopteryx minor* WIMAN, 1910 (Fig. 36).

Discussion. – This genus, based as it is on the very slight evidence of an isolated humerus, may or may not be ichthyosaurian. We agree with MOTANI (1999b) that it represents a valid taxon. A single feature – the proximal end of the humerus being distinctly wider than the distal end – distinguishes it from all known ichthyosaur taxa. It is, however, reminiscent of the humerus of *Hupehsuchus* as illustrated by CARROLL & DONG (1991, figs. 4, 5, 11). A typical ichthyosaurian feature of *Isfjordosaurus* is the possession of an extensive anterior flange of the humeral shaft. This character is, however, also shared by *Hupehsuchus* (CARROLL & DONG 1991). We therefore regard it as a possibility, albeit a rather slight one, that the humerus of *Isfjordosaurus* is hupehsuchian and not ichthyosaurian. Should *Hupehsuchus* and related genera prove to fall within the Ichthyosauria by further research, this discussion will become redundant and *Isfjordosaurus* can be treated as another valid ichthyosaur genus.

Pachygonosaurus VON HUENE, 1916

Nomen dubium

Type-species: *Pachygonosaurus robustus* MAISCH & MATZKE, 1997

Discussion. – This genus was based on some isolated vertebrae from the Polish Muschelkalk. The type material, said to be in the Museum für Naturkunde, Berlin (Humboldt University) could not be relocated by us. As the material is so scanty, anyway, and the type is lost, it is probably best to regard the genus and species as nomina dubia.

Himalayasaurus YOUNG & DONG, 1972

Nomen dubium

Type species: *Himalayasaurus tibetensis* YOUNG & DONG, 1972

Discussion. – This genus and species was erected by YOUNG & DONG (1972) on the basis of jaw fragments and some probably associated postcranial material from the Upper Triassic of Tibet. It belongs to a very large ichthyosaur, but little more can be said with the currently available information. The existing descriptions and figures are insufficient to establish its generic validity, and we therefore regard it as a nomen dubium at present. The available material might be diagnostic, but this has to await a thorough reinvestigation (currently carried out by R. MOTANI, Berkeley and Z.-M. DONG, Beijing).

Tibetosaurus DONG in YOUNG et al., 1982

Nomen dubium
Type species: *Tibetosaurus tingjiensis* DONG in YOUNG et al., 1982

Discussion. – This is another Upper Triassic shastasaur-grade ichthyosaur from Tibet. The most diagnostic material known are the teeth, which resemble both *Cymbospondylus buchseri* and *Shastasaurus alexandrae* (CALLAWAY & MASSARE 1989), but also the Lower Jurassic *Temnodontosaurus* by the possession of mesial and distal carinae. Again existing descriptions and illustrations are insufficient to establish its generic validity, and it must be regarded as a nomen dubium.

Pessosaurus WIMAN, 1910

Nomen dubium
Type species: *Pessosaurus polaris* (HULKE, 1873) WIMAN, 1910

Discussion. – The genus *Pessosaurus* was most recently discussed by SANDER & FABER (1998) and regarded as a nomen dubium by these authors. We think their argumentation to be convincing and follow their conclusions here, with an exception noted below. The German Muschelkalk material known under the binomen *Pessosaurus suevicus* VON HUENE, 1916 could possibly also belong to *Besanosaurus* or a similar form, the vertebrae of which are quite indistinguishable from the *Pessosaurus* material (DAL SASSO & PINNA 1996) and this species is therefore also a nomen dubium (contra MAISCH & MATZKE 1997a).

As SANDER & FABER (1998) correctly pointed out, the material described as *Pessosaurus* from the Middle Triassic of Spitsbergen is largely undiagnostic. However, there remains one exception, namely the associated coracoid, humerus, radius and ulna described and figured by WIMAN (1910, 1916) (PMU R176). This taxon is different from that represented by the humerus SVT 293 described and figured by MAZIN (1984) which differs in details and is not considered further here.

As comparison with other known Triassic ichthyosaurs shows, the humerus and associated elements are almost unique. The humerus practically lacks a posterior shaft, as pointed out by MOTANI (1999a). The anterior flange is extensive and unnotched, with a convex anterior margin, which resembles *Rotundopteryx* gen. nov. (see below), which has, however, a more elongate humerus with a conspicuous posterior shaft.

The radius and ulna are extremely short and enclose a spatium interosseum which is practically reduced to a foramen. The coracoid is quite similar to that of *Shastasaurus alexandrae*, but the anterior extension is more considerable, reminiscent of *Besanosaurus leptorhynchus* (DAL SASSO & PINNA 1996).

Besanosaurus also differs from the Spitsbergen taxon in that the anterior margin of the humerus is notched and the radius and ulna are more elongate. In *Shastasaurus* the spatium interosseum is reduced and the humerus is equally elongate and has a marked posterior shaft. In *Mikadocephalus*, however, the humerus, radius and ulna have quite comparable proportions (Fig. 36). The humerus, which has no distinct anterior notch or emargination and a very reduced posterior shaft is indistinguishable from that of the Spitsbergen taxon. There is, however, no real spatium interosseum formed between radius and ulna, but this might be due to incomplete ossification in the articulated skeleton of *Mikadocephalus* in Zürich. Otherwise the radii are quite similar, except that the Spitsbergen taxon has an even shorter radius than the Monte

San Giorgio form. The coracoids are also very similar (Fig. 36), except that, again, that of *Mikadocephalus* appears more "rounded" and unfinished, but proportions are fundamentally the same. The single podial element associated with the coracoid and stylo- and zeugopodium of the Spitsbergen ichthyosaur (interpreted as an intermedium by WIMAN 1916) is totally rounded, as are most of the *Mikadocephalus* podials.

In view of the considerable similarities of the known skeletal elements of the Spitsbergen taxon and *Mikadocephalus*, we refer the specimen PMU R 176 to the genus *Mikadocephalus* MAISCH & MATZKE, 1997.

The differences in the shapes of the coracoids and radius, particularly with regard to the practically complete identity of the humeri, maybe attributable to the ontogenetic stage, as the Spitsbergen specimen is about one third larger than the Zürich specimen. With regard to the incompleteness of the Spitsbergen material, we tentatively identify it as *Mikadocephalus* cf. *gracilirostris* MAISCH & MATZKE, 1997, but a definite assessment whether it belongs to the same or another species must await the discovery of further material from the Spitsbergen Triassic. From the palaeobiogeographical viewpoint it is interesting to note that after *Cymbospondylus*, *Mixosaurus* and *Phalarodon* a fourth of the six Monte San Giorgio ichthyosaur genera is known now from the Teschermakfjellet Formation of Spitsbergen. This underlines that the ichthyosaur faunas of the Western Tethys and the Arctic Region were extremely similar in Anisian/Ladinian times.

Excalibosaurus MCGOWAN, 1986

Junior subjective synonym of *Eurhinosaurus*
Type species: *Excalibosaurus costini* MCGOWAN, 1986

Discussion. – The genus *Excalibosaurus* was erected by MCGOWAN on the basis of a well preserved skull with parts of the postcranial skeleton, including much of the forefin from the Sinemurian of Somerset, England (MCGOWAN 1986). As demonstrated by MCGOWAN (1986, 1989a) the species is very similar to both *Leptonectes tenuirostris* and *Eurhinosaurus longirostris*, and it in fact shares all the unique derived traits of the Leptonectidae as defined by MAISCH (1998a) and in this study (pers. obs.). It furthermore shares the unique feature of an extensive overbite of more than 30 % of the snout length with *E. longirostris*. The two species were therefore found to share a sister-group relationship when both were included in our phylogenetic analysis. We therefore think it unnecessary to retain *E. costini* in a separate genus, but rather suggest to refer it to *Eurhinosaurus* as a second valid species, *Eurhinosaurus costini* (MCGOWAN, 1986) comb. nov., because apart from the differences in the extent of the overbite there are no fundamental distinguishing features between the two forms known, which could justify a generic separation.

Protoichthyosaurus APPLEBY, 1979

Junior subjective synonym of *Ichthyosaurus*
Type species: *Protoichthyosaurus postaxalis* APPLEBY, 1979

Discussion. – It was already suggested by MAISCH & HUNGERBÜHLER (1997a) that *Protoichthyosaurus* should best be regarded as a junior subjective synonym of *Ichthyosaurus*. The specimens described by APPLEBY (1979) and referred to two species of the genus *Protoichthyosaurus*, *P. postaxalis* and *P. porostealis* are evidently very similar to other species of the genus *Ichthyosaurus*, although they show unusual features of the forefin which support the notion that the latipinnate *Ichthyosaurus* can be derived from a longipinnate ancestor (APPLEBY 1979). As the forefins of *Ichthyosaurus* are known to display an unusual amount of individual variation (see, e. g. MCGOWAN 1974b) we think, nevertheless, that this is not enough evidence to justify a separation of the species decribed by APPLEBY on the generic level. The features by which *Protoichthyosaurus* is diagnosed are, furthermore, all plesiomorphic with respect to typical members of the genus *Ichthyosaurus*. As long as there are no demonstrable unique derived characters uniting the two species of *Protoichthyosaurus* and as long as there are no demonstrable differences to other species of the genus known in other parts of the skeleton than the forefin we think it inappropriate to retain *Protoichthyosaurus* as a separate genus and suggest to regard it as a junior subjective synonym of the genus *Ichthyosaurus*. Wether the two species erected by APPLEBY (1979) can be allowed to stand remains an open question, pending a thorough reinvestigation of their entire skeletal anatomy.

Macropterygius VON HUENE, 1922

Nomen dubium
Type species: *Macropterygius trigonus* (OWEN, 1840) VON HUENE, 1922

Discussion. – The genus *Macropterygius* was introduced by VON HUENE (1922) for an assemblage of little known Upper Jurassic ichthyosaurs from Western Europe. Its type species, *M. trigonus* (OWEN, 1840), is based on inadequate material (an isolated vertebral centrum, see MCGOWAN 1976 and BARDET & FERNÁNDEZ 2000 for discussion) and therefore a nomen dubium. The best material usually ascribed to the genus are several more or less complete skeletons from the lithographic limestone of Solnhofen, Bavaria (Figs. 8, 32). As *Macropterygius* is an invalid genus, these have been recently referred to a new genus, *Aegirosaurus* BARDET & FERNÁNDEZ, 2000 which is discussed in chapter 5. 1.

The specimen described by GASPARINI (1988, Fig. 8, 22, 27) as *Ophthalmosaurus monocharactus* APPLEBY, 1956 from the Tithonian of Neuquen, Argentina is, in our opinion, congeneric with at least some of the Solnhofen specimens. It shows close resemblances in cranial and postcranial structure, particularly in the forefin, which differs considerably from any known species of *Ophthalmosaurus*, but agrees closely with the specimen BSP 1954 I 508 from the lithographic limestones of Solnhofen (pers. obs.). GASPARINI (1988) already noted this similarity between the Argentinan specimen and the Munich *Aegirosaurus*, and she only refrained from assigning them to the same taxon because the Munich specimen was at that time undescribed. We concur with this suggestion of GASPARINI and regard the two as congeneric, but generically distinct from *Ophthalmosaurus*.

Otschevia EFIMOV, 1998

Junior subjective synonym of *Brachypterygius*
Type species: *Otschevia pseudoscythia* EFIMOV, 1998

Discussion. – As discussed above (see *Brachypterygius*) this is another Russian "new genus" consistent with one of the already well-known European Upper Jurassic genera. The holotype specimen preserves almost complete forefins, and these clearly show the presence of a middle facet for the intermedium on the humerus, the diagnostic autapomorphy of *Brachypterygius*. The holotype differs from *B. extremus*, the type species, in its more closely spaced, polygonal rather than rounded fin elements and in the considerably greater length of the forefin, as well as in the rather elongate humerus (EFIMOV 1998). A generic distinction is unwarranted, however, as similar differences in forefin morphology are, e. g. encountered in the different species of *Ichthyosaurus* (MCGOWAN 1974b) or *Stenopterygius* (MCGOWAN 1979; GODEFROIT 1994; MAISCH 1998c). The new species *Brachypterygius zhuravlevi*, described by ARKHANGELSKY (1998a) in the same issue of the Palaeontological Journal, only some pages later (original edition), is identical in humerus morphology to *Otschevia* and therefore regarded as a junior subjective synonym. The only valid species is *Brachypterygius pseudoscythius* (EFIMOV, 1998) comb. nov.

Paraophthalmosaurus ARKHANGELSKY, 1997

Junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus*
Type species: *Paraophthalmosaurus saveljeviensis* ARKHANGELSKY, 1997

Discussion. – The new genus *Paraophthalmosaurus* was introduced by ARKHANGELSKY for an incomplete ichthyosaur skeleton from the Tithonian of Ulyanovsk district, Russia. It apparently differed from *Ophthalmosaurus* in the possession of a third posterior facet on the humerus, whereas *Ophthalmosaurus* has an accessory facet on the preaxial margin of the humerus (KIRTON 1983, cited in MCGOWAN 1997b). As ARKHANGELSKY (1998a) demonstrated himself, this was a misinterpretation, the humerus of *Paraophthalmosaurus* being, in fact, identical to that of *Ophthalmosaurus* (ARKHANGELSKY interpreted the presence of an anterior accessory facet in *Paraophthalmosaurus* as a difference, probably because the new orientation of the *Ophthalmosaurus* paddle was not published at the time of his description, but it, in fact, demonstrates a high degree of similarity).

From the existing descriptions (ARKHANGELSKY 1997, 1998a) there appear to be no major differences between the Russian form and either *Ophthalmosaurus icenicus* or *O. natans* which could justify a separation on the generic level. ARKHANGELSKY (1997) states that the external naris is teardrop-shaped in *Paraopthalmosaurus*, whereas it is characteristically bilobate in *Ophthalmosaurus* (ANDREWS 1910; GILMORE 1905, 1906). However, the ventral margin of the external naris is shown to be incomplete in his figure (ARKHANGELSKY 1997, fig. 1) of the type of *Paraophthalmosaurus saveljeviensis* and what remains of the naris corresponds in position to the dorsal lobe of the naris in *Ophthalmosaurus*.

That the parietals are drawn up into a sharp crest rather than being flat could be a valid difference at least to *O. icenicus*; in *O. natans* there is, however, also some development of a crested intertemporal region (GILMORE 1905, 1906).

The single valid difference to other described species of *Ophthalmosaurus* therefore appears to be the shape of the coracoids, which, posterior to the sagittal symphysis, are drawn out into elongate triangular posterior projections in *P. saveljeviensis* (ARKHANGELSKY 1997, fig. 1, 2d). This is here considered as a valid specific difference to both *O. icenicus* and *O. natans*.

The second species of *Paraophthalmosaurus*, *P. saratoviensis*, was described by ARKHANGELSKY on the basis of a fragmentary skeleton lacking the skull from the Tithonian of Saratov. It was distinguished from the type species mainly because of its more robust humerus. Although this may constitute a valid difference, more material is needed to establish this with confidence, and the material should best be identified as *Ophthalmosaurus* sp. at present. The same holds true for the isolated forefin, already described by TRAUTSCHOLD (1879) and refigured by ARKHANGELSKY (1998a, fig. 1) from the Upper Jurassic of Mnevniki near Moscow. BOGOLJUBOV (1910) already identified it like that, and we see no reason to disagree with this assessment.

Yasykovia EFIMOV, 1999a

Junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus*
Type-species: *Yasykovia yasykovi* EFIMOV, 1999a

Discussion. – The genus *Yasykovia* was erected (containing four species) for several incomplete ichthyosaur skeletons from the uppermost Jurassic (Tithonian) of European Russia. The genus was distinguished from other ichthyosaurs by a suite of features (EFIMOV 1999a: 92) of doubtful diagnostic value. The only remarkable feature is the alleged number of 55 presacral vertebrae. The evidence for this statement is, however, unclear. Although EFIMOV (1999a) states (p. 94) that one of the referred specimens of *Yasykovia yasykovi* preserves 55 vertebrae it is neither clear from the description nor from the figures whether these are all presacral, and we dare to doubt it before conclusive evidence is presented.

The fact that there is an anterior supplementary facet on the humerus for the most proximal element of a well-developed preaxial digit indicates close affinities to *Ophthalmosaurus* and *Caypullisaurus*. The pelvis is bipartite, as in *Ophthalmosaurus*, the skull has a large orbit, short postorbital segment and weak dentition, equally similar to *Ophthalmosaurus*, the shoulder-girdle with its proximally expanded scapula is equally *Ophthalmosaurus*-like, as are the short and high thoracic vertebrae.

It is remarkable, that in his comparison EFIMOV (1999a: 92–93) did not include the genus *Ophthalmosaurus*, which is obviously closest to *Yasykovia* in morphology. The differences between the four described species, *Y. yasykovi*, *Y. sumini*, *Y. mittai* and *Y. kabanovi* appear to be merely ontogenetic and the shoulder girdles of the four species figured by EFIMOV (1999a, fig. 4) are essentially alike, particularly with regard to their incomplete preservation. The "bony denticle of scapula", presumedly characteristic of *Y. mittai,* is, if anything, most likely to be a pathological feature, but it might also be an artifact of incomplete preservation, judging from the figures. If both scapulae of the type specimen were known and showed an identical anterior process, it would be acceptable that one is dealing with a valid osteological difference, but at the moment evidence for recognition of this species is too scanty. The enclosure of a foramen by the coracoid and scapula in *Y. kabanovi* is also not a unique feature, instead it is regularly found in large, well ossified individuals of other stenopterygiids and ophthalmosaurids, although rarely described. The peculiar medial coracoid symphysis of *Y. sumini* – again only known from one specimen – is a mere individual variation.

There is thus no evidence to recognize more than one species in the material described by EFIMOV (1999a), and it is questionable wether this taxon is really distinct from ARKHANGELSKY's "*Paraophthalmosaurus*". As the shape of the posterior portion of the coracoid of *Ophthalmosaurus* ("*Paraophthalmosaurus*") *saveljeviensis* is diagnostic and differs in detail from the "*Yasykovia*" specimens, it is considered best to keep the two taxa apart for the time being. There is no evidence whatsoever that

Yasykovia is a genus distinct from *Ophthalmosaurus*, instead it shows all features considered diagnostic of that genus by MOTANI (1999b) and ourselves. The genus *Yasykovia* is therefore a junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus* and its single – provisionally valid – species is here referred to that genus as *Ophthalmosaurus yasykovi* (EFIMOV, 1999) comb. nov.

Undorosaurus EFIMOV, 1999b

Junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus*
Type-species: *Undorosaurus gorodischensis* EFIMOV, 1999b

Discussion. – Yet again, EFIMOV (1999b) described another ophthalmosaurid "genus", in this case as the representative of a new family, from the Russian Volgian, which appears to have been a strange centre of ichthyosaur evolution when elsewhere in the world ichthyosaur diversity was on the low side.

Undorosaurus is said to be distinguished from *Ophthalmosaurus* by a number of features, and several at least appear to be remarkable. It is the lack of complete fusion of the ischiopubis, the slender scapula and the remarkably long hindfins (two thirds of the length of the forefins). However, a mounted complete skeleton of *Ophthalmosaurus icenicus* in the GPIT also lacks a complete fusion of ischium and pubis, so this might be a mere individual variation. The long hindfins and the slender scapula are apparently valid diagnostic characters. They are, however, not considered at present to indicate a generic distinction between *Undorosaurus* and *Ophthalmosaurus*. Particularly in the structure of the forefin, *Undorosaurus* agrees perfectly with *Ophthalmosaurus*, and this is also the case in the vertebral column with its high dorsal centra. It is totally unnecessary to erect a new family for this material, and it is considered unwarranted to refer it to a distinct genus, although we admit that when more information becomes available, particularly on the skull of "*Undorosaurus*", it could turn out to be generically distinct, but for the time being evidence is too scanty.

From the other Russian ophthalmosaur species, *Undorosaurus* is distinguished, apart from the larger size, by the shape of the coracoids with their widely rounded posterior margin. It is therefore out of question that the species *Undorosaurus gorodischensis* represents a valid taxon. The two other described species, *U. nessovi* and *U. khorlovensis*, are in no way distinguishable from *U. gorodischensis*, contrary to the statements of EFIMOV (1999b), except for trivial differences easily explicable by individual and ontogenetic variation. We consider *Undorosaurus* provisionally as a junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus*, and the single valid species is referred to that genus as *Ophthalmosaurus gorodischensis* (EFIMOV, 1999b) comb. nov.

Khudiakovia ARKHANGELSKY, 1999

Junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus*.
Type-species: *Khudiakovia calloviensis* ARKHANGELSKY, 1999

Discussion. – This genus and species is based on an isolated, incomplete forefin from the Callovian of Saratov. It is a typical *Ophthalmosaurus*, as demonstrated by ARKANGELSKY's (1999) description. It is too incompletely preserved to be specifically diagnostic, but shows great affinities to *Ophthalmosaurus icenicus* from the Callovian of England. The species *Khudiakovia calloviensis* is a nomen dubium. The specimen is here referred to *Ophthalmosaurus* sp.

Mollesaurus FERNÁNDEZ, 1999

Junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus*
Type-species: *Mollesaurus periallus* FERNÁNDEZ, 1999

Discussion. – Recently, a typical *Ophthalmosaurus*, almost indistinguishable from the European type material, has been described from the Bajocian Los Molles Formation of Argentina as a new genus, *Mollesaurus*.

Mollesaurus is distinguishable from other species of *Ophthalmosaurus* merely by the somewhat longer postorbital skull segment. That the rostrum is "deep near the orbit" (FERNÁNDEZ 1999: 675) is a character of most other ichthyosaurs, as well, and *Mollesaurus* does not substantially differ from any other ophthalmosaur in this feature. That the orbit is large and the postorbital region narrow is a typical feature of *Ophthalmosaurus* (and several other genera). The reduced extracondylar area of the basioccipital is a character of all ophthalmosaurids. The "elongated areas" encountered there seem to be simply the true stapedial facets, as described and figured by APPLEBY (1956, 1961) in *Ophthalmosaurus icenicus*. The small size of the maxilla and reduction of the teeth are also typical *Ophthalmosaurus* features.

Apart from the Bajocian age, there are therefore no clear distinctive features of *Mollesaurus*. It is no wonder that it came out as the sister-group of *Ophthalmosaurus* in the small cladistic analysis of FERNÁNDEZ (1999), because it is simply an entirely typical member of that genus, at least as far as it is hitherto known. It cannot be excluded that further material of *Mollesaurus periallus* might reveal additional characters of other parts of the skeleton, which can serve to distinguish it on a generic level from *Ophthalmosaurus*. For the time being, such characters are not apparent and we therefore treat the genus as yet another junior subjective synonym of *Ophthalmosaurus* and refer the type species to that genus as *Ophthalmosaurus periallus* (FERNÁNDEZ, 1999) comb. nov.

Simbirskiasaurus OCHEV & EFIMOV, 1985

Junior subjective synonym of *Platypterygius*
Type species: *Simbirskiasaurus birjukovi* OCHEV & EFIMOV, 1985

Discussion. – This genus and species is based on an incomplete skull and part of the vertebral column from the Hauterivian of Ulyanovsk (Russia). It is a large ichthyosaur with an estimated skull length of 70 cm (OCHEV & EFIMOV 1985). It is distinctively different from most other ichthyosaurs by the possession of a large depression posterodorsal to the external naris in which two foramina are located. This depression is bordered anteriorly by the nasal and lacrimal, and a small foramen pierces the suture between the two bones, whereas a larger aperture is enclosed between them. The interpretation of this feature by OCHEV & EFIMOV (1985), namely that the external narial aperture has become subdivided, appears plausible. There are ventral processes of the nasals and dorsal ones of the lacrimal already in some Lower Jurassic ichthyosaurs, e. g. *Temnodontosaurus nuertingensis* (MAISCH & HUNGERBÜHLER 1997a). These can reach considerable sizes and give a bilobed appearance to the naris in *Ophthalmosaurus* (GILMORE 1905, 1906; ANDREWS 1910) and, apparently, some individuals of *Eurhinosaurus* (MCGOWAN 1979). This trend of narial subdivision has been carried to the extreme where the processus nariales of nasal and lacrimal meet in *Simbirskiasaurus*. The small foramen along the nasolacrimal suture and the large posterior opening are thus remnants of the posterior half of the external naris. Apart from this unusual feature, the skull of *Simbirskiasaurus* is that of a typical derived post-Triassic ichthyosaur. The anterior extension of the maxilla appears considerable, paralleling the situation in *Platypterygius* (ROMER 1968; MCGOWAN 1972a, b; WADE 1984, 1990) and *Brachypterygius* (MCGOWAN 1976, 1997b). What is preserved of the vertebral column is rather undiagnostic. The diapophyses and parapophyses of the presacrals are clearly divided and unite at the level of the sacrum, as in all post-Triassic ichthyosaurs. The posterior trunk ribs are still clearly bicipital, this feature is shared with *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus* and *Platypterygius* (cf. OCHEV & EFIMOV 1985, fig. 2b).

A somewhat different form of subdivision of the naris has recently been described by ARKHANGELSKY (1998b) from another Russian Cretaceous form, *Platypterygius* (*Pervushovisaurus*) *bannovkensis* (see *Platypterygius* for discussion). The apparent anterior "foramen for the ramus ophthalmicus of the trigeminal nerve" (ARKHANGELSKY 1998b, p. 613) is just the anteriormost extension of the naris, and the forked appearance of the posterior end of the premaxilla, which is simply divided into the processus subnarialis and supranarialis is not at all remarkable. It is nevertheless clear, that the naris in this form is subdivided and that the anterior foramen represents its reduced anterior half. The same phenomenon is well known in the Australian species *Platypterygius longmani* (WADE 1990). *P. bannovkensis* is thus clearly not identical to *Simbirskiasaurus*, but quite close to *Platypterygius longmani*. It is, nevertheless, evident, that the condition displayed by *Platypterygius bannovkensis* and *P. longmani* can be derived from that seen in *Simbirskiasaurus birjukovi*, which is consistent with the two former species' younger geological age (Albian-Cenomanian). In other species of *Platypterygius* no narial subdivision has yet been recorded, but this might be due to incomplete preservation or inadequate observation and requires reinvestigation. At present its apparent absence or presence in species of the genus is too little established to support the subgeneric subdivision proposed by ARKHANGELSKY (at any rate his subgenus *Longirostria* would be a junior objective synonym of *Myopterygius* VON HUENE, 1922). Concerning *Simbirskiasaurus* it is clear that it is an, apparently somewhat plesiomorphic, species of the genus *Platypterygius*, with at least two species of which it shares the otherwise unique character of narial subdivision.

Plutoniosaurus EFIMOV, 1997

Junior subjective synonym of *Platypterygius*
Type species: *Plutoniosaurus bedengensis* EFIMOV, 1997

Discussion. – This is another of the plethora of "new" Upper Jurassic to Cretaceous Russian genera created in the past few years by EFIMOV and ARKHANGELSKY, and yet again it proves to fall in the synonymy of a long known form at closer inspection. From EFIMOV's description there are no differences apparent to the genus *Platypterygius* as diagnosed by MCGOWAN (1972a) and WADE (1990). The description and figure of the skull are untrustworthy, as is obvious to anyone concerned with ichthyosaur cranial anatomy. The forefin, which is the most diagnostic part of the skeleton, shows a tightly fitting mosaic pattern of the individual elements, there is a preaxial accessory facet on the humerus and a development of both pre- and postaxial accessory fingers. The total digital count is no less than 7. The humerus has a large, well developed tochanter dorsalis. The roots of the teeth show a subrectangular cross section. All these are features encountered in *Platypterygius*. EFIMOV correctly points out the unusual shape of the coracoids, which lack an anterior notch. This appears to be a valid specific character, but does not merit distinction on the generic level.

6. Results of the phylogenetic analysis

The analyses of the data matrix based on the characters listed and discussed above yielded six most parsimonious trees with a consistency index of 0.69 and a retention index of 0.91.

The data matrix was processed with the computer program Paup 4.0b4a. A branch and bound search and a heuristic search with 10000 replicates was performed. The tree was rooted on an hypothetical all zero ancestor. All characters were assigned equal weight and they were all treated as unordered.

A strict consensus of the six most parsimonious trees is presented in Fig. 37. The results of the bootstrap analysis (heuristic search, 1000 replicates) are presented in Fig. 38.

The differences between the single most parsimoniuos trees are restricted to the position of *Macgowania* and *Hudsonelpidia* in relation to the post-Triassic ichthyosaurs and the position of *Platypterygius* and *Brachypterygius* and the clade *Ophthalmosaurus* + *Caypullisaurus*. These taxa are therefore engaged in the two trichotomies of the cladogram. Otherwise the phylogeny is fully resolved.

To translate the results of this phylogenetic analysis into a classification, we chose only to name those clades which showed numerous convincing synapomorphies. We also used the node-stem-triplet based phylogenetic taxonomy recently outlined by SERENO (1998) to define the suprageneric taxa of ichthyosaurs used or newly introduced below. This was thought advisable to arrive at a classification which is both reasonably stable and well-supported and can, hopefully, be used and extended in the near future.

The entire ingroup is the Ichthyosauria, introduced as an ordinal taxon by DE BLAINVILLE in 1835, the often used designation Ichthyopterygia (also employed by MOTANI 1999b) is abandoned as a redundant term. The Ichthyosauria comprises all the taxa of the ingroup. There are a number of unequivocal autapomorphies of the Ichthyosauria which were also introduced into the analysis for reasons of completeness (see discussion above).

Order Ichthyosauria DE BLAINVILLE, 1835

Definition. – The last common ancestor of *Thaisaurus chonglakmanii*, *Utatsusaurus hataii* and *Ophthalmosaurus icenicus* and all of its descendants.

Diagnosis. – Elongate premaxillary rostrum, naris displaced posteriorly, close to orbit, upper temporal fenestra of ichthyosaurian type (with very considerable contribution of supratemporal) present, ectopterygoid absent, thoracal ribs articulate exclusively with the centrum, hyperphalangy of manus and pes present, fibula immobile relative to femur.

The monophyly of all ichthyosaurs, except *Thaisaurus chonglakmanii*, is supported by three synapomorphies:

Character 76 (0→1): Humerus with well developed anterior flange.
Character 127 (0→1): Posterolateral process of postfrontal present.
Character 128 (0→1): Postfrontal participation in fenestra supratemporalis present.

The monophyly of all ichthyosaurs except *Thaisaurus chonglakmanii* and *Utatsusaurus hataii* is supported by six synapomorphies:

Character 37 (0→1): Pterygoid teeth absent.
Character 80 (0→1): Distal end of humerus enlarged with large radial facet.
Character 81 (0→1): Humerus and zeugopodium shorter than hand.
Character 97 (0→1): Metacarpal I semilunate or rounded (or lost).
Character 101 (0→1): Distal manual elements rounded.
Character 104 (0→1): Ilium narrow distally, articulates with one rib only.

Motani (1999b) used the ordinal name Grippidia Wiman, 1929 for a monophylum comprised of *Grippia longirostris* and *Chaohusaurus geishanensis*. However, we see no reason to separate these typical basal ichthyosaurs from the rest of the group as a separate order. Instead we refer them to a family of their own, Grippiidae Wiman, 1929 nom. transl. ex Grippidia Wiman, 1929.

Definition. – The last common ancestor of *Grippia longirostris* and *Chaohusaurus geishanensis* and all of its descendants.

Diagnosis. – The monophyly of the Grippiidae Wiman, 1929 is supported by three synapomorphies:

Character 6 (0→1): Posterior tooth crowns rounded.
Character 7 (0→1): Tooth size relative to skull width small (less than 0.05).
Character 8 (0→1): Maxillary tooth row multiple.

The monophyly of *Parvinatator wapitiensis* and Hueneosauria (see definition below) is supported by only one synapomorphy:

Character 92 (0→1): Manual phalangeal count seven or more.

The Hueneosauria taxon nov. is here introduced as a new taxon to comprise *Wimanius odontopalatus*, the Mixosauridae and the Longipinnati. It is named in honour of Friedrich von Huene (1875–1969) of Tübingen University, who made the most extensive and important contributions to the knowldedge of Triassic and post-Triassic ichthyosaurs in the 20th century.

Definition. – The last common ancestor of *Mixosaurus cornalianus* and *Ophthalmosaurus icenicus* and all of its descendants.

Diagnosis. – The Hueneosauria is supported by 15 synapomorphies:

Character 13 (0→1): External naris placed largely laterally.
Character 23 (0→1): Anterior margin of orbit regularly rounded.
Character 32 (0→1): Ramus occipitalis of supratemporal well developed.
Character 36 (0→1): Processus transversus pterygoidei absent.
Character 56 (0→1): Posterior dorsal centra discoidal.
Character 58 (0→1): Sacral ribs indistinguishable.
Character 59 (0→1): Caudal vertebral centra short.
Character 67 (0→1): Interclavicle of triradiate shape.
Character 82 (0→1): Radius and ulna distinctly shortened.
Character 85 (0→1): Posterior margin of ulna convex or straight.

Character 87 (0→1): Proximal end of ulna about as wide as distal end.
Character 98 (0→1): Metacarpals II-IV shortened.
Character 100 (0→1): Metacarpal V smaller than distal carpal IV or absent.
Character 113 (0→1): Tibia and fibula shortened.
Character 118 (0→1): Metatarsals shortened.

The monophyly of *Wimanius odontopalatus* and the Mixosauridae is supported by only one synapomorphy:

Character 44 (0→1): Basis cranii completely covered by pterygoids.

Phalarodon, *Contectopalatus* and *Mixosaurus* form a monophylum, which was first recognized by Baur (1887) and named Mixosauridae. The name "Mixosauria" introduced by Motani 1999b is redundant and has no taxonomic standing.

Definition. – The last common ancestor of *Mixosaurus cornalianus* and *Phalarodon nordenskioeldii* and all of its descendants.

Diagnosis. – The monophyly of the Mixosauridae is supported by 9 synapomorphies:

Character 10 (0→1): Processus supranarialis of premaxilla extremely small or absent.
Character 12 (0→1): Maxilla meets prefrontal.
Character 15 (0→1): Continuous high sagittal crest on nasal, frontal and parietal.
Character 22 (0→1): High supraorbital crest, formed by prefrontal and postfrontal.
Character 25 (0→1): Supratemporal with anterodorsal sheet overhanging fenestra supratemporalis.
Character 30 (0→1): Quadratojugal distinctly smaller than squamosal in external view.
Character 62 (0→1): Anterior dorsal neural spines high and straight.
Character 95 (0→1): Distal carpal I of similar size as metacarpal V or larger.
Character 111 (0→1): Hindfins less than two thirds the length of the forefins.

The monophyly of the two mixosaurid genera *Phalarodon* and *Contectopalatus* is supported by two synapomorphies:

Character 2 (0→1): Maxillary and posterior dentary teeth mesiodistally elongated.
Character 6 (0→1): Posterior tooth crowns rounded.

The rest of the Hueneosauria, comprising all the non-mixosaurid Middle Triassic to Upper Cretaceous taxa known (except the enigmatic *Wimanius*) could be designated by another new taxon name. As most, and probably all of these ichthyosaurs are characterized by the loss of the first digit in the forefin, which provides at least most of the early members of the group with slender and elongated fins, we chose to resurrect the old Longipinnati, formally erected by von Huene (1948) for this group.

Definition. – The Longipinnati are here re-defined as the last common ancestor of *Cymbospondylus petrinus* and *Ophthalmosaurus icenicus* and all of its descendants.

Diagnosis. – The Longipinnati are supported by 9 synapomorphies:

Character 74 (0→1): Coracoid with reduced anterior extension.
Character 75 (0→1): Humerus without well differentiated head.
Character 86 (0→1): Radius peripheral shaft reduced to notch or absent.
Character 88 (0→1): First digit of forefin lost.
Character 93 (0→1): Pisiform much smaller than ulnare or absent.

Character 96 (0→1): Distal carpals II-IV of similar size.
Character 99 (0→1): Metacarpal V with straight or concave posterior margin or absent.
Character 108 (0→1): Pubis and ischium with strongly convex medial margins, do not form symphysis.
Character 120 (0→1): Number of toes less than 5.

Qianichthyosaurus and *Toretocnemus* form a monophylum at the basis of the Longipinnati, for which the new name Toretocnemidae nov. fam. is introduced.

Definition. – The last common ancestor of *Toretocnemus californicus* and *Qianichthyosaurus zhoui* and all of its descendants.

Diagnosis. – The Toretocnemidae is supported by three synapomorphies.

Character 53 (0→1): Rib articulation in thoracal series mainly bicipital.
Character 89 (0→1): Forefin with accessory digit posterior to fourth finger.
Character 116 (0→1): Fibula at about the same level as femur.

All Longipinnati except the Toretocnemidae are united by five synapomorphies:

Character 14 (0→1): Nasal reaches distinctly over orbit.
Character 33 (0→1): Maximum skull length in adults more than 400 mm.
Character 42 (0→1): Carotid foramen paired in parasphenoid or basisphenoid.
Character 57 (0→1): Sacral ribs unicipital.
Character 61 (0→1): Processus spinosi in anterior and middle caudal region short and wide.

The remaining Longipinnati form two monophyla, the Cymbospondylidae von Huene, 1948 and the Merriamosauria Motani, 1999.

The Cymbospondylidae von Huene, 1948 is here defined as the last common ancestor of *Phantomosaurus neubigi* and *Cymbospondylus petrinus* and all of its descendants. It is at present only defined by strongly homoplastic characters and should be considered a metataxon, before uneqivocal synapomorphies become apparent.

The Merriamosauria was defined by Motani (1999b) as the last common ancestor of *Shastasaurus pacificus* and *Ichthyosaurus* and all of its descendants, but as *Shastasaurus pacificus* is very little known (Maisch 2000), we redefine it here as the last common ancestor of *Besanosaurus leptorhynchus* (the best known basal representative of the clade) and *Ichthyosaurus communis* and all of its descendants.

The Merriamosauria is diagnosed by 10 synapomorphies:

Character 60 (0→1): Middle caudal processus spinosi steep or inclined posteriorly.
Character 64 (0→1): Posterior gastralia absent.
Character 68 (0→1): Clavicle slender and narrow medially.
Character 69 (0→1): Scapular glenoid and coracoid facets enlarged.
Character 70 (0→1): Anterior scapular process reduced or absent.
Character 72 (0→1): Glenoid and scapular facets of coracoid enlarged.
Character 102 (0→1): Proximal phalanges of forefin largely rounded or rectangular.
Character 109 (0→1): Pubic foramen open posteriorly or absent.
Character 110 (0→1): Distance between obturator foramen/incisure and distal margin of pubis small.
Character 119 (0→1): Phalanges of hindfin largely rounded or rectangular.

All merriamosaurs except *Besanosaurus leptorhynchus* are united by 6 synapomorphies:

Character 9 (0→1): Processus subnarialis of premaxilla distinctive, reaches back more than one third of naris.
Character 18 (0→1): Frontal widest position at nasal suture.
Character 19 (0→1): Frontal contributes to foramen parietale.
Character 54 (0→1): Anterior dorsal rib facets not confluent with anterior central facets.
Character 84 (0→1): Spatium interosseum between radius and ulna reduced.
Character 107 (0→1): Pubis and ischium of similar size or ischium larger.

All merriamosaurs apart from *Besanosaurus leptorhynchus* and *Shastasaurus* are united by 4 synapomorphies:

Character 17 (0→1): Frontal distinctly smaller than parietal.
Character 27 (0→1): Posterior margin of skull roof moderately indented.
Character 47 (0→1): Articular transversely narrow.
Character 67 (1→2): Interclavicle T-shaped.

All merriamosaurs except *Besanosaurus*, *Shastasaurus* and *Shonisaurus popularis* are united by 5 synapomorphies:

Character 20 (0→1): Parietal ridge present.
Character 34 (0→1): Interpterygoid vacuities well developed.
Character 35 (0→1): Processus posteromedialis of pterygoid absent.
Character 45 (0→1): Coronoid ossification very narrow and small splint.
Character 79 (0→1): Ulnar and radial humeral facets of equal size.

There is no clear synapomorphy linking *Californosaurus* to the higher Merriamosauria at the moment.

The merriamosaurs above *Californosaurus perrini* are again united by five synapomorphies:

Character 41 (0→1): Basis cranii largely formed by basisphenoid.
Character 43 (0→1): Base of processus cultriformis narrow.
Character 71 (0→1): Posterior scapular process reduced.
Character 73 (0→1): Coracoid with straight medial symphysis.
Character 89 (0→1): Forefin with accessory digits posterior to fourth finger.

The Parvipelvia, defined by Motani (1999b) as the last common ancestor of *Hudsonelpidia*, *Macgowania*, *Ichthyosaurus* and all of its descendants is recognized here. It can be diagnosed by 7 synapomorphies:

Character 76 (1→2): Humerus anterior flange secondarily reduced.
Character 77 (0→1): Anterior margin of humerus markedly concave.
Character 105 (0→1): Ischium narrow.
Character 106 (0→1): Pubis narrow.
Character 112 (0→1): Femur tibial and fibular facets of equal size.
Character 116 (0→1): Fibula at same level as femur.
Character 117 (0→1): Tibia peripheral shaft notch or largely reduced.

All post-Triassic ichthyosaurs form a very distinct monophylum, for which the name Neoichthyosauria Sander, 2000 is available.

Definition. – The Neoichthyosauria is here defined as the last common ancestor of *Temnodontosaurus trigonodon* and *Ophthalmosaurus icenicus* and all of its descendants.

Diagnosis. – Monophyly of the Neoichthyosauria is based on 10 synapomorphies:

Character 1 (0→1): Teeth aulacodont.
Character 5 (0→1): Replacement teeth appear inside pulp cavity.
Character 11 (0→1): Processus postnarialis tiny or absent.
Character 16 (0→1): Excavatio internasalis present.
Character 26 (0→1): Anterior terrace of fenestra supratemporalis absent.
Character 50 (0→1): Atlas/axis co-ossified in adults.
Character 51 (0→1): Zygapophyses unpaired.
Character 63 (0→1): Ossified haemapophyses absent.
Character 78 (0→1): Humerus with big trochanter dorsalis.
Character 114 (0→1): Spatium interosseum between tibia and fibula absent.

All Neoichthyosaurs apart of *Temnodontosaurus* are united by a single synapomorphy:

Character 42 (1→2): Carotid foramen unpaired in basisphenoid.

The rest of the Neoichthyosauria consists of the Leptonectidae, *Suevoleviathan* and the Thunnosauria (MOTANI 1999b).

Eurhinosauria MOTANI, 1999b is a junior objective synonym of Leptonectidae MAISCH, 1998 and therefore invalid. Monophyly of the Leptonectidae MAISCH, 1998, which is defined here as the last common ancestor of *Leptonectes tenuirostris* and *Eurhinosaurus longirostris* and all of its descendants, is based on two synapomorphies:

Character 3 (0→1): Teeth smooth.
Character 28 (0→1): Quadratojugal in posterior position.

The monophyly of *Suevoleviathan* and the Thunnosauria is based on a single synapomorphy:

Character 66 (0→1): Well developed lunate tailfin.

All Neoichthyosauria which are more derived than *Suevoleviathan* form a well-defined monophylum, for which the name Thunnosauria MOTANI, 1999b has been proposed.

Definition. – The last common ancestor of *Ichthyosaurus communis* and *Stenopterygius quadriscissus* and all of its descendants.

Diagnosis. – Monophyly of the Thunnosauria is supported by five synapomorphies:

Character 30 (0→1): Quadratojugal small.
Character 31 (0→1): Squamosal small, delicate plate or absent
Character 53 (0→1): Rib articulation in thorax bicipital.
Character 65 (0→1): Tail short.
Character 111 (0→1): Hindfins much shorter than forefins.

All thunnosaurs apart of *Ichthyosaurus* are united by two synapomorphies:

Character 38 (0→1): Processus postpalatinalis present.
Character 103 (0→1): Pelvis bipartite with ischiopubic plate.

The Ophthalmosauridae BAUR, 1887 is united by three synapomorphies:

Character 40 (0→1): Area extracondylaris very small.
Character 91 (0→1): Forefin with preaxial finger(s).
Character 94 (0→1): Propodial elements thick.

This clade has been called Ophthalmosauria by Motani (1999b), which is, however, a junior objective synonym of Ophthalmosauridae Baur, 1887 and taxonomically redundant.

Within the Ophthalmosauridae, a sister-group relationship of *Ophthalmosaurus* and *Caypullisaurus* is indicated by one synapomorphy:

Character 4 (0→1): Dentition reduced in adults.

The classification of ichthyosaurs proposed here can therefore be set out as follows:

Ichthyosauria de Blainville, 1835

- *Thaisaurus* Mazin et al., 1991
- *Utatsusaurus* Shikama, Kamei & Murata, 1978
- Grippiidae Wiman 1929 nom. transl. ex Grippidia
  - *Chaohusaurus* Young & Dong, 1972
  - *Grippia* Wiman, 1929
- inc. sed. *Parvinatator* Nicholls & Brinkman, 1995
- Hueneosauria taxon nov.
  - *Wimanius* Maisch & Matzke, 1998
  - Mixosauridae Baur, 1887
    - *Mixosaurus* Baur, 1887
    - *Phalarodon* Merriam, 1910
    - *Contectopalatus* Maisch & Matzke, 1998
  - *Rotundopteryx* gen. nov.
  - Longipinnati von Huene, 1948
    - Toretocnemidae fam. nov.
      - *Toretocnemus* Merriam, 1903
      - *Qianichthyosaurus* Li, 1999
    - Cymbospondylidae von Huene, 1948
      - *Phantomosaurus* gen. nov.
      - *Cymbospondylus* Leidy, 1868
    - Merriamosauria Motani, 1999
      - *Besanosaurus* Dal Sasso & Pinna, 1996
      - *Shastasaurus* Merriam, 1895
      - *Mikadocephalus* Maisch & Matzke, 1997
      - *Shonisaurus* Camp, 1976
      - *Californosaurus* Kuhn, 1934
      - *Callawayia* gen. nov.
      - Parvipelvia Motani, 1999
        - *Hudsonelpidia* McGowan, 1995
        - *Macgowania* Motani, 1999
        - Neoichthyosauria Sander, 2000
          - Temnodontosauridae McGowan, 1994
            - *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889
          - Leptonectidae Maisch, 1998
            - *Leptonectes* McGowan, 1996
            - *Eurhinosaurus* Abel, 1909
          - Suevoleviathanidae Maisch, in press a

      Suevoleviathan MAISCH, 1998
    inc. sed. *Nannopterygius* VON HUENE, 1922
    Thunnosauria MOTANI, 1999
      Ichthyosauridae BONAPARTE, 1841
        Ichthyosaurus DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821
      Stenopterygiidae WOODWARD in ZITTEL, 1932
        Stenopterygius JAEKEL, 1904
        ? *Chacaicosaurus* FERNÁNDEZ, 1994
      Aegirosaurus BARDET & FERNÁNDEZ, 2000
      Ophthalmosauridae BAUR, 1887
        Ophthalmosaurus SEELEY, 1874
        Caypullisaurus FERNÁNDEZ, 1997
        Brachypterygius VON HUENE, 1922
        Platypterygius VON HUENE, 1922

If one compares the results of phylogenetic analysis to the fossil record, a good agreement is observed. The Lower Triassic taxa (*Thaisaurus*, *Parvinatator*, *Utatsusaurus*, *Chaohusaurus*, *Grippia*, the first two of somewhat uncertain age) are the most basal ones in the phylogeny. The mixosaurids, which are exclusively Middle Triassic, are the next highly derived group, but the most basal longipinnates, *Toretocnemus* and *Qianichthyosaurus*, are Upper Triassic (Carnian) which is certainly an anomaly. Further anomalies are encountered within the shastasaur-grade forms. *Shastasaurus* and *Shonisaurus* are of Carnian age, but hold a position less derived than the Middle Triassic (Anisian/Ladinian) *Mikadocephalus*. The Norian forms *Callawayia*, *Macgowania* and *Hudsonelpidia* are, however, the most-derived Triassic taxa which is in good agreement with the fossil record. *Temnodontosaurus* is the most basal post-Triassic ichthyosaur, and the next least derived are the leptonectids. As *Temnodontosaurus* already probably occurs in the Norian (MCGOWAN 1997a) and the leptonectids are already found in beds of presumably Rhaetic age (MCGOWAN 1974b; 1989; 1996b) this is, again, in good agreement with the fossil record. An anomalous position is occupied by *Suevoleviathan*, which is so far exclusively Lower Toarcian but apparently less derived than *Ichthyosaurus*, already known from the lowermost Jurassic. The phylogenetic position of *Suevoleviathan* seems rather well supported and a considerable ghost-lineage has therefore to be postulated for this genus, which goes back at least to the Triassic/Jurassic boundary. The phylogenetic arrangement of the more highly derived forms *Stenopterygius* to *Platypterygius* agrees generally very well with the fossil record and no long ghost lineages have to be postulated.

In summa the phylogenetic arrangement proposed here is in reasonably good agreement with the fossil record of ichthyosaurs. One has to be aware, with respect to the anomalies pointed out above, that our knowledge of the fossil record of ichthyosaurs is certainly severely biased towards only very few highly productive localities which have yielded material as complete as necessary to be diagnostic. Most other ichthyosaur occurrences are restricted to isolated or fragmentary material, which is usually not even determinable to family level, particularly in the Jurassic.

Of the 35 valid genera of ichthyosaurs, 6 occur in the Anisian/Ladinian of Monte San Giorgio, 4 in the Carnian of California, Nevada and Mexico, 3 in the Lower

Liassic of England or coeval beds in continental Western Europe, 4 in the Lower Toarcian Posidonienschiefer of Western Europe and 2 in the English Kimmeridge Clay. The other genera have been found outside these few localities, but most of these are also restricted to a few special fossillagerstätten. The fossil record of Upper Triassic ichthyosaurs outside North America and of Lower Jurassic ichthyosaurs outside Western Europe is, for example, close to non-existent, and the early Middle Jurassic record is extremely poor all around the globe. It is therefore expectable, that the correspondence between phylogeny and stratigraphic record will increase considerably in the future, both by discovery of additional records (as in the case of *Shastasaurus* or *Suevoleviathan*) and by better data sets for some little-known taxa, which might affect their phylogenetic position (as with *Shonisaurus*).

At any rate the present phylogenetic hypothesis supports the notion that the fossil record of ichthyosaurs, patchy as it might be, is at least complete enough to provide a clue for a good understanding of ichthyosaur history, to which the present paper has hopefully contributed.

7. Acknowledgements

We sincerely thank the following persons for access to specimens under their care or in their possession: Prof. Dr. H. RIEBER and Dr. W. BRINKMANN (Zürich), Dr. R. CLARK and Dr. R. VAUGHAN (Bristol), Dr. h.c. H. HAGDORN (Ingelfingen), Dr. M. JÄGER and F. LÖRCHER (Dotternhausen), Prof. Dr. K. PADIAN, Dr. P. HOLROYD, Dr. R. MOTANI (Berkeley/Toronto), Prof. Dr. P. JANVIER, Prof. Dr. D. GOUJET, and Dr. B. BATTAIL (Paris), Dr. R. WILD, Dr. R. BÖTTCHER, Dr. G. BLOOS and Dr. R. R. SCHOCH (Stuttgart), Dr. W.-D. HEINRICH and Dr. D. M. UNWIN (Berlin), Dr. P. WELLNHOFER (Munich), Dr. E. NICHOLLS (Drumheller), H. KÖNIG (Banz), R. B. HAUFF (Holzmaden), Dr. E. MÖNNING (Coburg). A lot of colleagues have contributed to this study by interesting discussions and valuable suggestions, to name only some of them would be unfair to the rest. Particular thanks goes at any rate to Dr. A. HUNGERBÜHLER (Toronto), who first aroused the scientific interest of the senior author in ichthyosaurs and without whose constant help and constructive criticism for many years this paper probably would never have been written. Special thanks for particular inspiration go to S. ARNEMANN.

8. References

ABEL, O. (1909): Cetaceenstudien. 1. Mitteilung: Das Skelett von *Eurhinodelphis cocheteuxi* aus dem Obermiozän von Antwerpen. – Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **118**: 241–253; Wien.

ANDREWS, C. W. (1910): A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay based on the Leeds collection in the British Museum (Natural History), London. Part 1. – XVII + 205 pp., 10 pls., 94 figs. ; London (Trustees of the British Museum).

APPLEBY, R. M. (1956): The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. – Proc. zool. Soc. London, **126**: 403–477, 3 pls., 21 figs.; London.

– (1961): On the cranial morphology of ichthyosaurs. – Proc. zool. Soc. London, **137**: 333–370, 18 figs.; London.

– (1979): The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. – Palaeontology, **22**(4): 921–946; London.

ARKHANGELSKY, M. S. (1997). On a new Ichthyosaurian Genus from the Lower Volgian Substage of the Saratov, Volga Region. – Paleont. J., **31**(1): 87–90, 2 figs.; Moscow.

– (1998): On the ichthyosaurian fossils from the Volgian Stage of the Saratov Region. – Paleont. J., **32**(2): 192–196, 3 figs.; Moscow. – [1998a]

– (1998): On the ichthyosaurian genus *Platypterygius*. – Paleont. J., **32**(6): 611–615, 2 figs.; Moscow. – [1998b]

– (1999): On an ichthyosaur from the Callovian stage of the Volga Region near Saratov. – Paleont. J., **33**: 88–91; Moscow.

Bassani, F. (1886): Sui fossili degli schisti bituminosi triasici di Besano. – Atti Soc. Ital. Sci. natur., **29**: 15–72; Milano.

Bardet N. (1989): Un crâne d'Ichthyopterygia dans le Cénomanien du Boulonnais. – Mém. Soc. Acad. Boulonnais, **6**(1): 1–32; Boulogne.

– (1990): Dental cross-sections in cretaceous Ichthyopterygia: systematic implications. – Geobios, **23**(2): 169–172; Paris.

Bardet, N. & Cuny, G. (1993): Triassic reptiles from France. – Paleont. lombard., N. S. **2**: 9–17; Milano.

Bardet, N. & Fernández, M. (2000): A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria. – J. Paleont., **74**(3): 503–511, 8 figs., 2 tabs.; Lawrence.

Baur, G. (1887): Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygier. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Verein, **20**: 17–20, 1 pl.; Stuttgart.

Berckhemer, F. (1938): Das Gebiß von *Leptopterygius platyodon* Conyb. – Palaeobiologica, **6**: 150–163; Wien.

Besmer, A. (1947): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XVI. Beiträge zur Kenntnis des Ichthyosaurier-Gebisses. – Schweiz. paläont. Abh., **65**(5): 3–21, 8 figs., 2 pls.; Basel.

Blainville, H. M. D. de (1835): Description de quelques espèces de la Californie, précedée de l'analyse d'un système général d'érpetologie et d'amphibiologie. – Nouv. Arch. Mus. Hist. natur., **4**: 236–296; Paris.

Bogoljubov, N. N. (1910): On the Portland ichthyosaurs. – Izvest. Imper. Akad. Nauk, **6**(4): 469–476; St. Petersburg.

Bonaparte C. L. (1841): A new systematic arrangement of vertebrated animals. – Trans. Linn. Soc. London, **18**: 247–304; London.

Boulenger, G. A. (1904): A remarkable ichthyosaur right anterior paddle. – Proc. zool. Soc. London, **1904**(1): 424–426, 1 fig.; London.

Braun, J. & Reif, W.-E. (1985): A survey of aquatic locomotion in fishes and tetrapods. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **169**: 307–332; Stuttgart.

Brinkman, D. B., Zhao, X. & Nicholls, E. L. (1992): A primitive ichthyosaur from the Lower Triassic of British Columbia, Canada. – Palaeontology, **35**: 465–474, 5 figs., 2 tabs.; London.

Brinkmann, W. (1998): *Sangiorgiosaurus* n. g. – eine neue Mixosaurier-Gattung (Mixosauridae, Ichthyosauria) mit Quetschzähnen aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Schweiz, Kanton Tessin). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **207**: 125–144, 6 figs.; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Die Ichthyosaurier (Reptilia) aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Tessin, Schweiz) – neue Ergebnisse. – Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich., **143**(4): 165–177, 14 figs, 2 tabs.; Zürich. – [1998b]

Broili, F. (1907): Ein neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide. – Palaeontographica, **54**: 139–152, 2 pls., 14 figs.; Stuttgart.

Bronn, H. G. (1844): Nachträgliche Beobachtungen an Ichthyosauren. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1844**: 676–679; Stuttgart.

Caldwell, M. W. (1996): Ichthyosauria: A preliminary phylogenetic analysis of diapsid affinities. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **200**: 361–386; Stuttgart.

Callaway, J. M. & Brinkman, D. B. (1989): Ichthyosaurs (Reptilia, Ichthyosauria) from the Lower and Middle Triassic Sulphur Mountain formation, Wapiti Lake area, British Columbia, Canada. – Can. J. Earth Sci., **26**: 1491–1500; Ottawa.

Callaway, J. M. & Massare, J. A. (1989): *Shastasaurus altispinus* (Ichthyosauria, Shastasauridae) from the Upper Triassic of the El Antimonio District, Northwestern Sonora, Mexico. – J. Paleont, **63**: 930–939; Tulsa.

Camp, C. L. (1976): Vorläufige Mitteilung über große Ichthyosaurier aus der oberen Trias von Nevada. – Sitz. ber. Österr. Akad. Wiss, **185**: 125–134; Wien.

– (1980): Large ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada.- Palaeontographica A, **170**(4–6): 139–200; Stuttgart.

Carroll, R. L. & Dong, Z.-M. (1991): *Hupehsuchus*, an enigmatic aquatic reptile from the Triassic of China, and the problem of establishing relationships. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **331**: 131–153, 15 figs., 1 tab.; London.

CHEN, L. (1985): Early Triassic ichthyosaurian fossils from Quiaoxian County, Anhui. – Regional Geol. China, **15**: 139–146, 2 pls.; Peking.

CONYBEARE, W. D. (1822): Additional notes on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*.- Transactions of the Geological Society London, (2), **1**: 103–123, 8 pls.; London.

CORROY, G. (1928): Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain. – Ann. Paléont. **17**: 83–136; Paris.

DAL SASSO, C. & PINNA, G. (1996): *Besanosaurus leptorhynchus* n.gen. n.sp., a new shastasaurid ichthyosaur from the Middle Triassic of Besano (Lombardy, N. Italy). – Paleont. Lombard., N. S. **4**: 1–23, 24 figs.; Milano.

DE LA BECHE, H. T. & CONYBEARE, W. D. (1821): Notice on the discovery of a new fossil animal, forming a link between the *Ichthyosaurus* and the crocodile, together with general remarks on the osteology of the *Ichthyosaurus*. – Trans. geol. Soc. London, (1), **5**(2): 559–594; London.

EDINGER, T. (1935): *Mixosaurus*-Schädelrest aus Rüdersdorf. – Jb. Preuß. geol. Landesanst., **55**: 341–347, 2 pls.; Berlin.

EFIMOV, V. M. (1997): A New Genus of Ichthyosaurs from the Late Cretaceous of the Ulyanovsk Volga Region. – Palaeont. J., **31**(4): 77–82, 3 figs.; Moscow.

– (1998): An Ichthyosaur, *Otschevia pseudoscythia* gen. et sp. nov. from the Upper Jurassic Strata of the Ulyanovsk Region (Volga Region). – Palaeont. J., **32**(2): 187–191, 4 figs.; Moscow.

– (1999): Ichthyosaurs of a new genus *Yasykovia* from the Upper Jurassic Strata of European Russia. – Paleont. J., **33**(1): 91–98, 6 figs.; Moscow. – [1999a]

– (1999): A new family of ichthyosaurs, the Undorosauridae fam. nov. from the Volgian Stage of the European part of Russia. – Paleont. J., **33**(2): 174–181, 6 figs.; Moscow. – [1999b]

EUDES-DESLONGCHAMPS, E. (1877): Le Jura normand. – 75 pp.; Paris (Savy).

FERNÁNDEZ, M. S. (1994): A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquén Basin, Argentina. – Ameghiniana **31**(3): 291–297; Buenos Aires.

– (1997): A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, northwestern Patagonia, Argentina. – J. Paleont., **71**(3): 479–484, 6 figs.; Tulsa.

– (1998): Nuevo material de *Caypullisaurus bonapartei* Fernández (Reptilia: Ichthyosauridae) del Jurásico superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. – Ameghiniana, **35**(1): 21–24, 2 figs., 1 tab.; Buenos Aires.

– (1999): A new ichthyosaur from the Los Molles formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina. – J. Paleont., **73:** 675–679; Lawrence.

FRAAS, E. (1891): Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Juraablagerungen. – 81 pp., 14 pls.; Tübingen (Laupp).

– (1913): Ein unverdrückter *Ichthyosaurus*-Schädel. – Jahresh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **69**: 1–12, 2 pls.; Stuttgart.

FRICKHINGER G. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. – 336 pp.; Korb (Goldschneck).

GASPARINI, Z. (1988): *Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby (Reptilia, Ichthyopterygia), en las Calizas Litograficas Titonianos del area Los Catutos, Neuquén, Argentina. – Ameghiniana, **25**(1): 3–16, 4 pls., 1 tab.; Buenos Aires.

GILMORE, C. W. (1905): Osteology of *Baptanodon* (Marsh). – Mem. Carnegie Mus., **2**(2): 77–129, 6 pls., 26 figs.; Pittsburgh.

– (1906): Notes on osteology of *Baptanodon* with a description of a new species. – Mem. Carnegie Mus., **2**(9): 325–337, 3 pls., 13 figs.; Pittsburgh.

GODEFROIT, P. (1992): Présence de *Leptopterygius tenuirostris* (Reptilia, Ichthyosauria) dans le Lias moyen de Lorraine belge. – Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belg., **62**: 163–170; Bruxelles.

– (1993): The skull of *Stenopterygius longifrons* (Owen, 1881). – Rev. Paléobiol., **7**: 67–84, 2 pls.., 9 figs., 1 tab.; Genève. – [1993a]

– (1993): Les grandes ichthyosaures sinémuriens d'Arlon. – Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique, Sci. Terre, **63**: 25–71; Bruxelles. – [1993b]

– (1994): Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) Belgo-luxembourgois. – Mém. serv. Explic. Cartes geol. min. Belg., **39**: 1–98, 11 pls., 37 figs., 6 tabs.; Bruxelles.

– (1996): Un crâne d'*Ichthyosaurus communis* (Reptilia, Ichthyosauria) du Sinémurien supérieur de Lorrain Belge. – Bull. Soc. Belg. Géol., **104:** 77–90; Bruxelles.

HAWKINS, T. (1840): The book of the Great Sea Dragons, Gedolim Taninim, of Moses. Extinct monsters of the ancient Earth. – 27 pp.; London (W. Pickering).

HOME, E. (1814): Some account on the fossil remains of animal more nearly to fishes than any other class of animals. – Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., **101**: 571–577; London.

HUENE, F. VON (1916): Beiträge zur Kenntnis der Ichthyosaurier im deutschen Muschelkalk. – Palaeontographica, A, **62**: 1–68, 7 pls., 98 figs.; Stuttgart.

– (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. – VI+114 pp., 22 pls.; Berlin (Gebr. Borntraeger).

– (1926): Neue Ichthyosaurierfunde aus dem Schwäbischen Lias. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd., B, **55**: 66–86, 3 pls., 8 figs.; Stuttgart. – [1926a]

– (1926): Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. – Zentralbl. Min. Geol. Paläont., B, **1926**: 22–29; Stuttgart. – [1926b]

– (1928): Ein neuer *Eurhinosaurus* aus dem oberen Lias von Holzmaden. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., B, **1928**: 471–484, 1 pl., 4 figs.; Stuttgart.

– (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. – Abh. Senckenberg. naturf. Ges., **42**(4): 345–382, 3 pls., 3 figs.; Frankfurt a. M. – [1931a]

– (1931): Neue Ichthyosaurier aus Württemberg. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., B, **65**: 305–320, 1 pl., 20 figs.; Stuttgart. – [1931b]

– (1935): Neue Beobachtungen an *Mixosaurus*. – Cbl. Min. Geol. Paläont., **1935**:159–162, 1 pl., 2 figs.; Stuttgart.

– (1939): Ein ganzes Ichthyosaurier-Skelett aus den westschweizerischen Voralpen. – Mitt. Naturf. Ges. Bern, **1939**: 1–14, 2 pls.; Bern.

– (1943): Bemerkungen über primitive Ichthyosaurier. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1943**: 154–156, 2 figs.; Stuttgart.

– (1948): Short review of the lower tetrapods. – *In*: DU TOIT, A. (ed.): Robert Broom Commemorative Volume, Roy. Soc. S. Afr. spec. Publ.: 65–106; Cape Town.

– (1949): Ein Schädel von *Mixosaurus* und die Verwandtschaft der Ichthyosaurier. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1949**: 88–95, 2 figs.; Stuttgart.

– (1951): Ein neuer Fund von *Eurhinosaurus longirostris*. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **93**(2): 277–284, 1 pl., 1 fig., 1 tab.; Stuttgart.

– (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. – XII + 716 pp., 690 figs.; Jena (G. Fischer).

HULKE, J. W. (1871): Note on an *Ichthyosaurus* (*I. enthekiodon*) from Kimmeridge Bay, Dorset. – Quart. J. geol. Soc., London, **27**: 440–441; London.

– (1873): Memorandum on the fossil vertebrata remains from Spitsbergen.- Bihang till Kungliga Svenska Vetenskampsacademien Handlingar, **1**(9)**:** 1–11; Stockholm.

HUNGERBÜHLER, A. (1991): Frühembryonale Stadien von *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia: Ichthyosauria) aus dem Posidonienschiefer (U-Toarcium) von Holzmaden (SW-Deutschland). – Diplomarbeit Universität Tübingen, 115 pp.; Tübingen.

– (1994): Recently identified type material of the Lower Jurassic ichthyosaur *Stenopterygius* in the Geological-Palaeontological Institute, Tübingen. – Paläont. Z., **68**: 245–258, 7 figs.; Stuttgart.

JAEGER, G. F. VON (1856): Über eine neue Spezies von Ichthyosauren (*Ichthyosaurus longirostris* Owen et Jäger) nebst Bemerkungen über die übrigen in der Liasformation Württembergs aufgefundenen Reptilien. – Nova Acta Acad. Leop.-Carol., **25**: 937–967, 1 pl.; Halle (Saale).

JAEKEL, O. (1904): Eine neue Darstellung von *Ichthyosaurus*. – Z. Dt. geol. Ges., **56**: 26–34, 1 fig.; Berlin.

JOHNSON, R. (1979): The osteology of the pectoral complex of *Stenopterygius* JAEKEL (Reptilia: Ichthyosauria). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **159**(1): 41–86; Stuttgart.

KIPRIJANOFF, V. (1881): Studien über die fossilen Reptilien Russlands. I. Theil: Gattung *Ichthyosaurus* König aus dem severischen Sandstein oder Osteolith der Kreide-Gruppe. – Mém. Acad. Impér. Sci. St. Petersbourg (7), **28**: 1–103; St. Petersburg.

KUHN, O. (1934): Ichthyosauria. – *In*: QUENSTEDT, W. (ed.): Fossilium Catalogus. I: Animalia, pars 63. – 75 pp.; Berlin (W. Junk).

– (1946): Ein Skelett von *Ichthyosaurus* (*Platypterygius*) *hercynicus* n. sp. aus dem Aptium von Gitter. – Ber. naturf. Ges. Bamberg, **29**: 69–82; Bamberg.

– (1957): Atlas und Epistropheus von *Platypterygius* und Bemerkungen zum System der Ichthyosauria. – N. Jb.Geol. Paläont. Mh., **1957**: 147–151; Stuttgart.

LAMAUD, P. (1979): Les ichthyosaures et la mer toarcienne du Pic Saint Loup. – Mineraux et fossiles, **58**: 42–49; Paris.

LEIDY, J. (1868): Notice of some reptilian remains from Nevada.- Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia, **20**: 177–178; Philadelphia.

LI, C. (1999): Ichthyosaur from Guizhou, China. – Chin. Sci. Bull., **44**: 1329–1333, 1 fig., 1 tab.; Beijing.

LINGHAM-SOLIAR, T. & REIF, W.-E. (1998): Taphonomic evidence for fast tuna-like swimming in Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **207**: 171–183; Stuttgart.

LYDEKKER, R. (1888): Note on the classification of the Ichthyopterygia with a notice of two new species. – Geol. Mag., **3**: 309–314; London.

– (1889): Palaeozoology, Vertebrata. – *In*: NICHOLSON, H. A. & LYDEKKER, R. (eds.): A manual of palaeontology for the uses of students with a general introduction on the principles of palaeontology. 3rd edition, **2**, (3): 889–1474; Edinburgh (W. Blackwood).

MAISCH, M. W. (1997): A case against a diapsid origin of the Ichthyosauria. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **205**: 111–127, 4 figs.; Stuttgart. – [1997a]

– (1997): The cranial osteology of *Ichthyosaurus intermedius* CONYBEARE, 1822 from the Lias of Great Britain. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **258:** 1–27, 4 figs.; Stuttgart. – [1997b]

– (1998): A new ichthyosaur genus from the Posidonia Shale (Lower Toarcian, Jurassic) of Holzmaden, SW-Germany with comments on the phylogeny of post-Triassic ichthyosaurs. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **209**: 47–78, 9 figs., 1 tab.; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): The temporal region of the Middle Jurassic ichthyosaur *Ophthalmosaurus* – further evidence for the non-diapsid cranial architecture of the Ichthyosauria. - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1998**: 401–414, 1 fig.; Stuttgart. – [1998b]

– (1998): Kurze Übersicht der Ichthyosaurier des Posidonienschiefers mit Bemerkungen zur Taxionomie der Stenopterygiidae und Temnodontosauridae. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **209**: 401–431, 5 figs.; Stuttgart. – [1998c]

– (1999): Leptonectiden und Temnodontosauriden aus dem Alpha-Ölschiefer (Sinemurium) von Baden-Württemberg (SW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1999**(8): 490–512, 7 figs. ; Stuttgart.

– (2000): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VI. On the cranial osteology of *Shastasaurus alexandrae* MERRIAM, 1902 from the Hosselkus Limestone (Carnian, Late Triassic) of Northern California with a revision of the genus. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **217**: 1–25, 4 figs.; Stuttgart.

– (in press): Neue Exemplare der seltenen Ichthyosauriergattung *Suevoleviathan* MAISCH, 1998 (Longipinnati, Neoichthyosauria) aus dem Unteren Jura von Südwestdeutschland. – Geologica et Palaeontologica; Marburg. – [In press a]

– (in press): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VII. New data on the osteology of *Chaohusaurus geishanensis* YOUNG & DONG, 1972 from the Lower Triassic of Anhui (China). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh.; Stuttgart. – [In press b]

MAISCH, M. W. & HUNGERBÜHLER, A. (1997): Revision of *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. HUENE, 1931), a large ichthyosaur from the Lower Pliensbachian (Lower Jurassic) of Nürtingen, South Western Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **248**: 1–11, 1 fig.; Stuttgart. – [1997a]

– & – (1997): The temporal region of the gigantic Lower Jurassic ichthyosaur *Temnodontosaurus* throws new light on the cranial anatomy and origin of the Ichthyosauria. – Terra Nostra **1997**(7): 9–13, 1 fig.; Düsseldorf. – [1997b]

– & – (in press): New evidence for a discrete supratemporal bone in the Jurassic ichthyosaur *Temnodontosaurus*. – Historical Biology; London. – [In press since 1996]

MAISCH, M. W. & MATZKE, A. T. (1997): *Mikadocephalus gracilirostris* n. g. n.. sp., a new ichthyosaur from the Grenzbitumenzone (Anisian-Ladinian) of Monte San Giorgio (Switzerland). – Paläont. Z., **71**(3/4): 267–289, 8 figs., 1 tab.; Stuttgart. – [1997a]

– & – (1997): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part I. On the structure of the palate and the mode of tooth implantation in *Mixosaurus cornalianus* (BASSANI, 1886). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1997**(12): 717–732, 7 figs.; Stuttgart. – [1997b]

– & – (1998): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part II. A new ichthyosaur with palatal teeth from Monte San Giorgio. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1998**(1): 26–41, 4 figs.; Stuttgart. – [1998a]

– & – (1998): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part III. A crested, predatory mixosaurid from the Middle Triassic of the Germanic Basin. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **209:** 105–134, 12 figs.; Stuttgart. – [1998b]

– & – (1998): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part IV. On the forelimb of *Mixosaurus* Baur, 1887. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **209**: 247–272, 9 figs.; Stuttgart. – [1998c]

– & – (1999): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part V. The skulls of *Mikadocephalus* and *Wimanius* reconstructed. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1999**(6): 345–356, 2 figs.; Stuttgart.

– & – (2000): The mixosaurid ichthyosaur *Contectopalatus* from the Middle Triassic of the Germanic Basin. – Lethaia, **33**: 71–74; Oslo. – [2000a]

– & – (2000): New data on the cranial osteology of *Ichthyosaurus communis* Conybeare, 1822 (Ichthyosauria, Lower Jurassic). – Geologica et Palaeontologica, **34**: 137–143, 5 figs.; Marburg. – [2000b]

– & – (in press): The cranial osteology of the Middle Triassic ichthyosaur *Contectopalatus*. – Palaeontology; London. – [In press a]

– & – (in press): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VIII. A redescription of *Phalarodon major* (von Huene, 1916) and the composition and phylogeny of the Mixosauridae. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh.; Stuttgart. – [In press b]

Marsh, O. C. (1879): A new order of extinct reptiles (Sauranodonta) from the Jurassic Formation of the Rocky Mountains. – Amer. J. Sci., **17**: 85–92; New Haven.

– (1880): Note on *Sauranodon*. – Amer. J. Sci., **19**: 491; New Haven.

Massare, J. A. and Callaway, J. M. (1990): The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. – Bull. Geol. Soc. Amer., **102**: 409–416, 6 figs.; Boulder.

Mazin, J.-M. (1981): *Svalbardosaurus crassidens* n. g. n. sp., un Ichthyopterygia nouveau du Spathien (Trias inférieur) du Spitsberg.- C.-R. Seanc. Acad. Sci. Paris, Ser III, **293**(2): 111–113; Paris. – [1981a]

– (1981): *Grippia longirostris* Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inférieur du Spitsberg. – Bull. Mus. natl. Hist. natur. Paris, 4e série, **3**(4), Section C: 317–340; Paris. – [1981b]

– (1982): Affinités et Phylogénie des Ichthyopterygia. – Geobios, Mém. spéc., **6**: 85–98, 8 figs.; Lyon.

– (1983): L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1983:** 406–418, 5 figs.; Stuttgart. – [1983a]

– (1983): *Omphalosaurus nisseri* (Wiman, 1910), un ichthyoptérygien à denture broyeuse du Trias moyen du Spitsberg. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, **4**(5), Section C: 243–263; Paris. – [1983b]

– (1984): Les Ichthyopterygia du Trias du Spitsberg. Descriptions complémentaires à partir d'un nouveau matériel. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, **4**(6), Section C: 309–320, Paris.

– (1988): Le crâne d'*Ichthyosaurus tenuirostris* Conybeare, 1822 (Toarcien, La Caîne, Normandie, France). – Bull. Soc. Linn. Normand., **112–113**: 121–132; Caen.

Mazin, J. M. & Sander, P. M. (1993): Palaeobiogeography of the Early and Late Triassic Ichthyopterygia. – Paleont. Lombard., N. S., **2**: 93–107, 17 figs.; Milano (Museo Civico di Storia Naturale).

Mazin, J. M., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Jaeger, J. J. & Helmcke-Ingavat, R. (1991): Preliminary description of *Thaisaurus chonglakmanii* n. g. n. sp. a new ichthyopterygian (Reptilia) from the Early Triassic of Thailand.- C.-R. Seanc. Acad. Sci. Paris, Ser. II, **313**: 1207–1212; Paris.

McGowan, C. (1972): The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. – Univ. Wyoming Contrib. Geology **11**(1): 9–29, 5 pls., 12 figs., 2 tabs.; Laramie. – [1972a]

– (1972): Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs with particular reference to the skull and forefin. – Life Sci. Contrib. Roy. Ontario Mus., **83**: 1–38, 20 figs., 1 tab.; Toronto. – [1972b]

– (1973): The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England.- Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., **24**(1): 1–109, 9 pls., 56 figs., London.

– (1974): A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria). – Life Sci. Contrib. R. Ontario Mus., **97**: 1–37, 11 figs., 1 tab.; Toronto. – [1974a]

- (1974): A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia: Ichthyosauria). – Life Sci. Contrib. R. Ontario Mus., **100**: 1–30; Toronto. – [1974 b]
- (1976): The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. – Canad. J. Earth. Sci., **13**(5): 668–683; Ottawa.
- (1978): Further evidence for the wide geographical distribution of ichthyosaur taxa (Reptilia: Ichthyosauria). – J. Paleont., **52**: 1155–1162; Lawrence.
- (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with the description of two new species. – Palaeontographica A, **166**: 93–135, 5 pls., 11 figs., 3 tabs.; Stuttgart.
- (1986): A putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus*. – Nature, **322**: 454–455, 2 figs., 1 tab.; London.
- (1989): Computed tomography reveals further details of *Excalibosaurus*, a putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus*. – J. Vertebr. Paleont., **9**(3): 269–281, 8 figs., 4 tabs.; Lawrence. – [1989a]
- (1989): *Leptopterygius tenuirostris* and other long-snouted ichthyosaurs from the English Lower Lias. – Palaeontology, **32**(3): 409–427, 4 figs., 5 tabs.; London. – [1989b]
- (1990): Computed tompography confirms that *Eurhinosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) does have a tailbend. – Canad. J. Earth Sci., **27**(11): 1541–1545, 3 figs., 1 tab.; Ottawa.
- (1991): An ichthyosaur forefin from the Triassic of British Columbia exemplifying Jurassic features. – Canad. J. Earth Sci., **28**(10): 1553–1560, 4 figs.; Ottawa.
- (1992): The ichthyosaurian tail: sharks do not provide an appropriate analogue. – Palaeontology, **35**(3): 555–570, 11 figs., 1 tab.; London.
- (1993): A new species of large, long-snouted ichthyosaur from the English lower Lias. – Canad. J. Earth Sci., **30**(6): 1197–1204, 5 figs., 2 tabs.; Ottawa.
- (1994): A new species of *Shastasaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia. The most complete exemplar of the genus. – J. Vertebr. Paleont., **14:** 168–179, 8 figs.; Lawrence. – [1994a]
- (1994): The taxonomic status of the Upper Liassic ichthyosaur *Eurhinosaurus longirostris*. – Palaeontology, **37**: 747–753; London. – [1994b]
- (1995): A remarkable small Ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia, representing a new genus and species. – Canad. J. Earth Sci., **32**(3): 292–303, 10 figs., 1 tab.; Ottawa.
- (1996): A new and typically Jurassic ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia. – Canad. J. Earth Sci., **33**: 24–32, 7 figs., 1 tab.; Ottawa. – [1996a]
- (1996): The taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia, Ichthyosauria). – Canad. J. Earth Sci., **33**: 439–443, 2 tabs.; Ottawa. – [1996b]
- (1996): Giant ichthyosaurs of the Early Jurassic. – Canad. J. Earth Sci., **33**(7): 1011–1021, 3 figs., 2 tabs.; Ottawa. – [1996c]
- (1997): A transitional ichthyosaur fauna. – *In*: CALLAWAY, J. M. & NICHOLLS, E. L. (eds.): Ancient marine reptiles, 61–80; San Diego (Academic Press). – [1997a]
- (1997b): The taxonomic status of the Late Jurassic ichthyosaur *Grendelius mordax*: a preliminary report. – J. Vertebr. Paleont., **17**(2): 428–430, 2 figs., 1 tab.; Lawrence. – [1997b]

MCGOWAN, C. & MILNER, A. C. (1999): A new Pliensbachian ichthyosaur from Dorset, England. – Palaeontology, **42**: 761–768; London.

MCGOWAN, C. & MOTANI, R. (1999): A reinterpretation of the Upper Triassic ichthyosaur *Shonisaurus*. – J. Vertebr. Paleont., **19**(1): 42–49, 7 figs.; Lawrence.

MEHL, M. G. (1927) *Apatodontosaurus*, a new genus of ichthyosaurs from the Jurassic of Wyoming. – Bull. Geol. Soc. America, **38**: 233–234; New York.

MERRIAM, J. C. (1895): On some reptilian remains from the Triassic of Northern California. – Amer. J. Sci., (3), **50**: 55–57; New Haven.

- (1902): Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. – Bull. Dept. Geol. Univ. California, **3**(4): 63–108, 12 pls.; Berkeley.
- (1903): New ichthyosaurs from the Upper Triassic of California. – Bull. Dept. Geol. Univ. California, **3**(12): 249–263, 4 pls.; Berkeley.
- (1905): The types of limb-structure in the Triassic Ichthyosauria. – Amer. J. Sci., (4), **19**: 23–30, 7 figs.; New Haven.

– (1906): Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. – Bull. Dept. Geol. Univ California, **5**: 75–79; Berkeley.

– (1908): Triassic Ichthyosauria with special reference to the American forms. – Mem. University California, **1**(1): 1–155, 18 pls., 154 figs; Berkeley.

– (1910): The skull and dentition of a primitive ichthyosaurian from the Middle Triassic. – Bull. Dept. Geol. Univ. California, **5**: 381–390, 1 pl., 3 figs.; Berkeley.

– (1911): Notes on the relationships of the marine reptile fauna described from the Triassic of Spitsbergen by Wiman. – Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol., **6**: 317–327; Berkeley.

MOTANI, R. (1996): Redescription of the dental features of an Early Triassic ichthyosaur, *Utatsusaurus hataii*. – J. Vertebr. Paleont., **16**(3): 396–402, 5 figs., 1 tab.; Lawrence.

– (1997): New information on the forefin of *Utatsusaurus hataii* (Ichthyosauria). – J. Paleont., **71**(3): 475–479, 3 figs., 1 tab.; Lawrence. – [1997a]

– (1997): Redescription of the dentition of *Grippia longirostris* (Ichthyosauria) with a comparison with *Utatsusaurus hataii*. – J. Vertebr. Paleont., **17**(1): 39–44, 5 figs.; Lawrence. – [1997b]

– (1997): Temporal and spatial distribution of tooth implantation in ichthyosaurs. – *In*: CALLAWAY, J. M. & NICHOLLS, E. L. (eds.): Ancient marine reptiles: 81–103, 3 figs., 2 tabs.; San Diego (Academic Press). – [1997c]

– (1998): New technique for retrodeforming tectonically deformed fossils, with an example for ichthyosaurian specimens. – Lethaia, **30**: 221–228, 4 figs.; Oslo. – [1998a]

– (1998): First complete forefin of the ichthyosaur *Grippia longirostris* from the Triassic of Spitsbergen. – Palaeontology, **41**(4): 591–599, 4 figs., 1 tab.; London. – [1998b]

– (1999): On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins. – J. Vertebr. Paleont., **19**(1): 28–41, 7 figs., 1 tab.; Lawrence. – [1999a]

– (1999): Phylogeny of the Ichthyopterygia. – J. Vertebr. Paleont., **19**(3): 473–496, 7 figs.; Lawrence. – [1999b]

– (1999): The skull and taxonomy of *Mixosaurus* (Ichthyopterygia). – J. Paleont., **73**: 924–935; Lawrence. – [1999c]

– (2000): Skull of *Grippia longirostris*: no contradiction with diapsid affinity for the Ichthyopterygia. – Palaeontology, **43**: 1–14, 5 figs., 1 tab.; London.

MOTANI, R., MINOURA, N. & ANDO, T. (1998): Ichthyosaur relationships illuminated by new primitive skeletons from Japan. – Nature, **393**: 255–257; 3 figs.; London.

MOTANI, R. & YOU, H. (1998): The forefin of *Chensaurus chaoxianensis* (Ichthyosauria) shows delayed mesopodial ossification. – J. Paleont., **72**(1): 133–136, 2 figs., 1 tab.; Tulsa. – [1998a]

– & – (1998): Taxonomy and limb ontogeny of *Chaohusaurus geishanensis* (Ichthyosauria), with a note on the allometric equation. – J. Vertebr. Paleont., **18**(3): 533–540, 5 figs., 1 tab.; Lawrence. – [1998b]

MOTANI, R., YOU, H. & MCGOWAN, C. (1997): Eel-like swimming in the earliest ichthyosaurs. – Nature, **382**: 347–348, 3 figs.; London.

NACE, R. L. (1939): A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. – Amer. J. Sci., **237**: 673–686; New Haven.

– (1941): A new ichthyosaur from the Late Cretaceous, northeast Wyoming. – Amer. J. Sci., **239**: 908–914; New Haven.

NICHOLLS, E. L. & BRINKMAN, D. B. (1993): A new specimen of *Utatsusaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic Sulphur Mountain formation of British Columbia. – Can. J. Earth Sci., **30**: 486–490; Ottawa.

– & – (1995): A new ichthyosaur from the Triassic Sulphur Mountain formation of British Columbia. – *In*: SARJEANT, W. A. S.: Vertebrate fossils and the evolution of scientific concepts: 521–535, 5 figs.; London (Gordon & Breach).

NICHOLLS, E. L., BRINKMAN, D. B. & CALLAWAY, J. M. (1999): New material of *Phalarodon* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia and its bearing on the interrelationships of mixosaurs. – Palaeontographica A, **252**: 1–22, 3 pls., 14 figs.; Stuttgart.

OCHEV, V. G. & EFIMOV, V. M. (1985): A new genus of Ichthyosaur from the Ul'yanovsk area of the Povol'zhye Region. – Palaeont. J., **19**(4): 87–91, 2 figs.; Moscow.

OWEN, R. (1840): Report on British fossil reptiles. Part I. – Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., Birmingham, **9**: 43–126; London.

– (1881): Monograph on the fossil Reptilia of the Liassic Formations. Part 3. Ichthyopterygia. – Palaeontogr. Soc. Monogr., **35**: 83–134; London.

PHARISAT, A., CONTINI, D. & FRICKERT, J.-C. (1993): Early Jurassic (Lower Toarcian) "ichthyosaurs" from Franche-Comté, France. – Rev. paléobiol., Vol. spéc., **7**: 189–198; Genève.

PINNA, G. (1967): La collezione di rettili triassici di Besano (Varese) del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. – Natura, **58**: 177–192; Milano.

QUENSTEDT, F. A. (1851–52): Handbuch der Petrefaktenkunde. – V+792 pp., 62 pls.; Tübingen (H. Laupp).

– (1856–58): Der Jura. – VI+842 pp., 100 pls., 42 figs., 3 profiles; Tübingen (H. Laupp).

REIF, W.-E. & WEISHAMPEL, D. B. (1986): Anatomy and mechanics of the lunate tail in lamnid sharks. – Zool. Jb. Anatomie, **114**: 221–234; Stuttgart.

REIFF, W. (1935): Saurierreste des Lias α der Langenbrückener Senke. – Zentralbl. Min. Geol. Paläont., **1935**: 227–253; Stuttgart.

REPOSSI, E. (1902): Mixosauro degli strati triassici. – Atti Soc. Ital. Sci. natur., **41**: 3–14, 2 pls.; Milano.

RIESS, J. (1986): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier. – Palaeontographica A, **192**: 93–155, 2 pls., 48 figs.; Stuttgart.

ROMER, A. S. (1968): An Ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. – Univ. Wyoming Contrib. Geol., **7**: 27–41, 9 figs.; Laramie.

RUSCONI, C. (1942): Nuevo género de ictiosaurio argentino. – Bol. Paleont. Buenos Aires, **13**: 1–2; Buenos Aires.

SANDER, P. M. (1989): The large ichthyosaur *Cymbospondylus buchseri* sp. nov. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with a survey of the genus in Europe. – J. Vertebr. Paleont., **9**(2): 163–173, 8 figs.; Lawrence.

– (1992): *Cymbospondylus* (Shastasauridae: Ichthyosauria) from the Middle Triassic of Spitsbergen: Filling a palaeobiogeographical gap. – J. Paleont., **66:** 332–337; Lawrence.

– (1997): The paleobiogeography of *Shastasaurus*. – *In* : CALLAWAY, J. M. & NICHOLLS, E. L. (eds.): Ancient marine reptiles: 17–43, 8 figs., 1 tab.; San Diego (Academic Press).

– (2000): Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. – Paläont. Z., **74**(1/2): 1–35, 15 figs.; Stuttgart.

SANDER, P. M. & BUCHER, H. (1990): On the presence of *Mixosaurus* (Ichthyopterygia: Reptilia) in the Middle Triassic of Nevada. – J. Paleont., **64**: 161–164; Lawrence.

SANDER, P. M. & BUCHER, H. (1993): An ichthyosaur from the Uppermost Toarcian of southern France. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1993**: 631–640; Stuttgart.

SANDER, P. M. & FABER, C. (1998): New finds of *Omphalosaurus* and a review of Triassic ichthyosaur paleobiology. – Paläont. Z., **72**: 149–162, 4 figs., 1 tab.; Stuttgart.

SEELEY, H. G. (1874): On the pectoral arch and forelimb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. – Quart. J. geol. Soc. London, **30**: 696–707, 2 pls.; London.

SHIKAMA, T., KAMEI T. & MURATA, M. (1978): Early Triassic ichthyosaurs, *Utatsusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami massif, Northwest Japan. – Sci. Rep. Tohoku Univ. Sendai, Japan, second series (Geology), **48**(2): 77–97, 9 pls., 12 figs.; Tohoku.

SERENO, P. C. (1998): A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **210**: 41–83, 9 figs., 4 tabs.; Stuttgart.

SOLLAS, W. J. (1916): The skull of *Ichthyosaurus* studied in serial sections. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **208**: 63–126, 1 pl., 22 figs.; London.

SWOFFORD, D. L. (2000): Paup*40b4a. – Sinauer Associates Inc.; Sunderland (Mass.).

THEODORI, C. VON (1843): Über einen kolossalen *Ichthyosaurus trigonodon*. – Gelehrte Anz. Bayer. Akad. Wiss., **16**: 906–911; München.

– (1854): Beschreibung des kolossalen *Ichthyosaurus trigonodon* in der Lokal-Petrefakten-Sammlung zu Banz, nebst synoptischer Darstellung der übrigen *Ichthyosaurus*-Arten in derselben. – XIV+81 pp., 4 pls.; München.

TRAUTSCHOLD, H. (1897): Über eine *Ichthyosaurus*-Flosse aus dem Moskauer Kimmeridge. – Zap. Imper. St. Petersburg Mineral. O-va, (2), **14**: 168–173; St. Petersburg.

WADE, M. A. (1984): *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur. – Lethaia, **17**(2): 99–113; Oslo.

– (1990): A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). – Mem. Queensland Mus., **28**: 115–137; Melbourne.

WIMAN, C. (1910): Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Upsala., **10**: 125–148, 6 pls., 6 figs.; Upsala.

– (1912): Über *Mixosaurus cornalianus* Bass. sp. – Bull. Geol. Inst. Upsala., **11**: 230–241, 1 pl.; Upsala.

– (1916): Notes on the marine reptile fauna of Spitzbergen. – Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol., **10**: 63–73; Berkeley.

– (1921): Über den Beckengürtel von *Stenopterygius quadriscissus*. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **18**: 19–32, 1 pl., 8 figs.; Upsala.

– (1929): Eine neue Reptilordnung aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **22**: 183–196, 8 figs.; Upsala.

– (1933): Über *Grippia longirostris*. – Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis, **9** (4): 1–19, 4 figs., 2 pls.; Upsala.

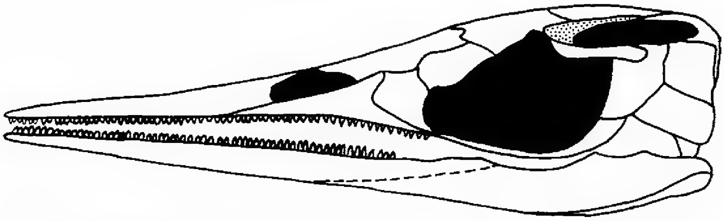
YOUNG, C. C. & DONG, Z. (1972): (On the Triassic aquatic reptiles of China.) – Mem. Nanjing Inst. Geol. Paleont., **9**: 1–34, 12 pls., 6 figs.; Beijing.

YOUNG, C. C., LIOU, J. G. & ZHANG, M. (1982): Ichthyosauria from Xizang Zhong. – Monograph on Mount Xixia, Bangma Scientific Expeditions 1964: 350–355; Beijing.

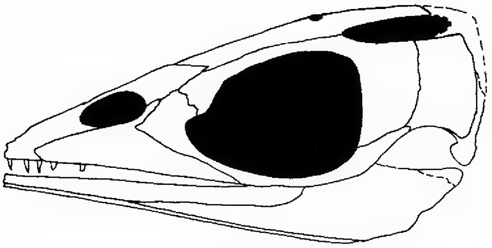
ZITTEL K. A. VON (1932): Textbook of Palaeontology. – II. Vertebrates, Fishes to Birds. 2nd English edition revised, with additions, by SIR ARTHUR SMITH WOODWARD, F. R. S. – London (Macmillan).

Address of the authors:

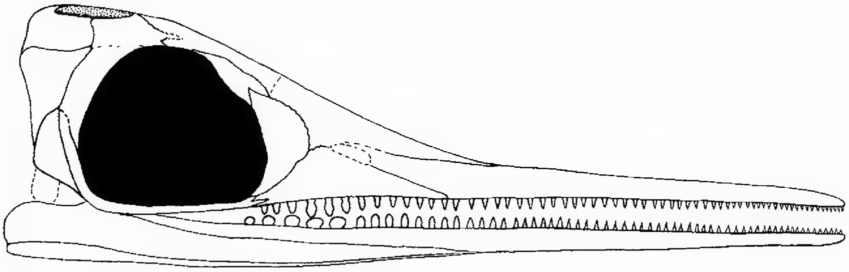
Dr. Michael W. Maisch, Andreas T. Matzke, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen, Sigwartstr. 10, D-72076 Tübingen.
e-mail:
michael_maisch@uni-tuebingen.de
andreas_matzke@uni-tuebingen.de



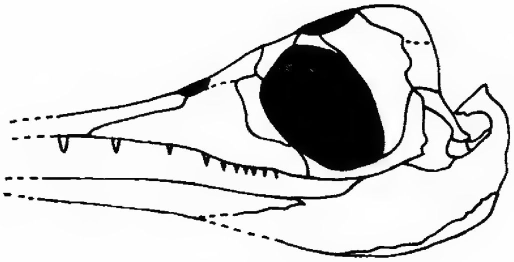
Utatsusaurus hataii



Grippia longirostris

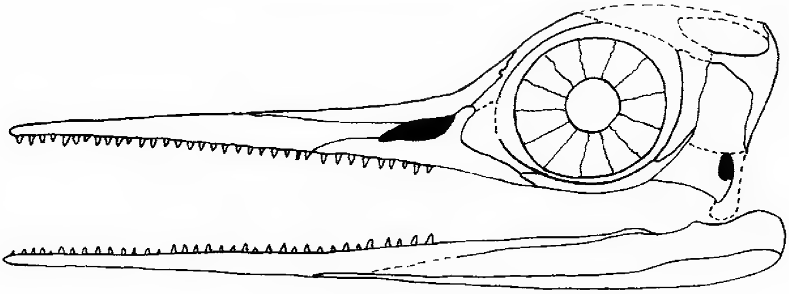


Chaohusaurus geishanensis

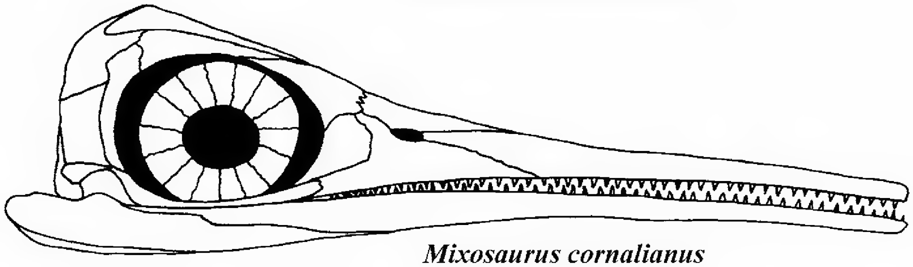


Parvinatator wapitiensis

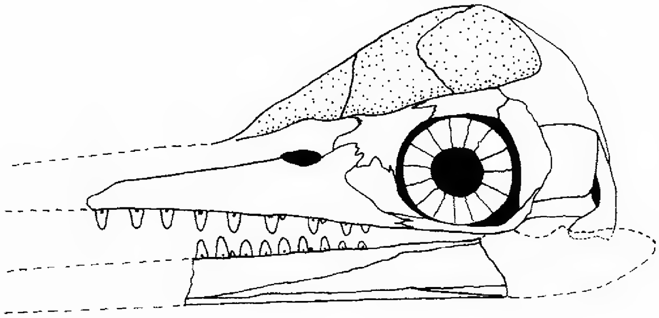
Fig. 1. Skull reconstructions of Lower Triassic ichthyosaurs in lateral view. *Utatsusaurus hataii* modified from MOTANI 1999b, *Grippia longirostris* modified from WIMAN 1933 and VON HUENE 1943, *Chaohusaurus geishanensis* from MAISCH in press b, *Parvinatator wapitiensis* modified from NICHOLLS & BRINKMAN 1996.



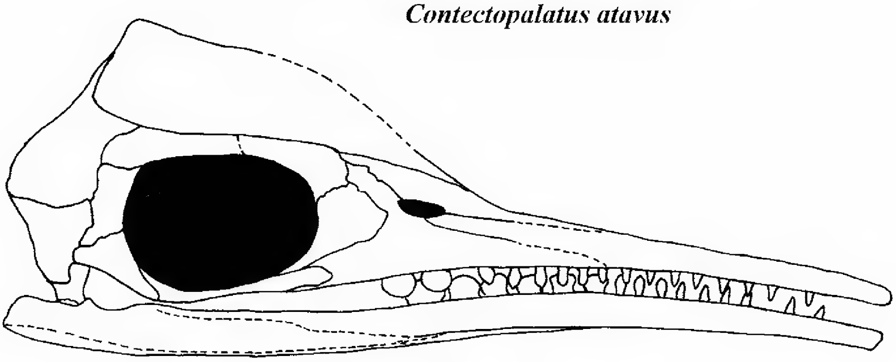
Wimanius odontopalatus



Mixosaurus cornalianus

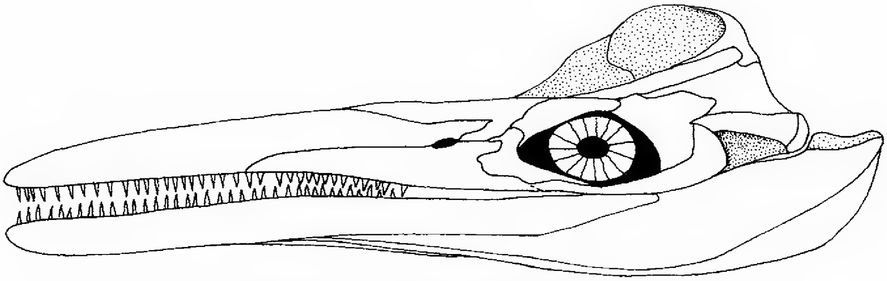


Contectopalatus atavus

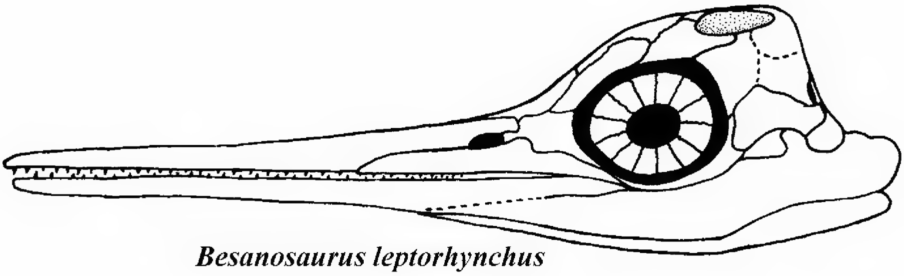


Phalarodon nordenskioeldii

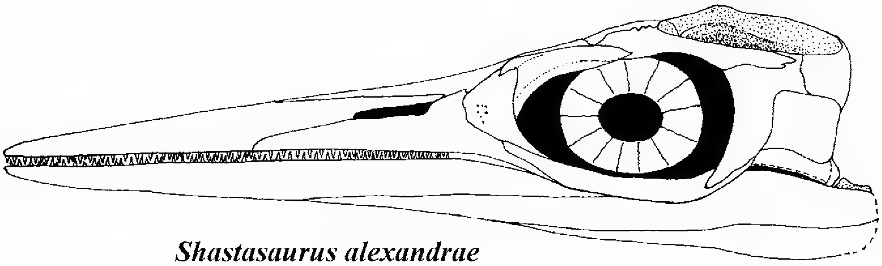
Fig. 2. Skull reconstructions of Middle Triassic ichthyosaurs in lateral view. *Wimanius odontopalatus* from Maisch & Matzke 1999, *Mixosaurus cornalianus* from Maisch & Matzke 1997 b, *Contectopalatus atavus* from Maisch & Matzke in press a, *Phalarodon nordenskioeldii* based on Nicholls et al. 1999 and pers. obs. (*Phalarodon fraasi*, Berkeley).



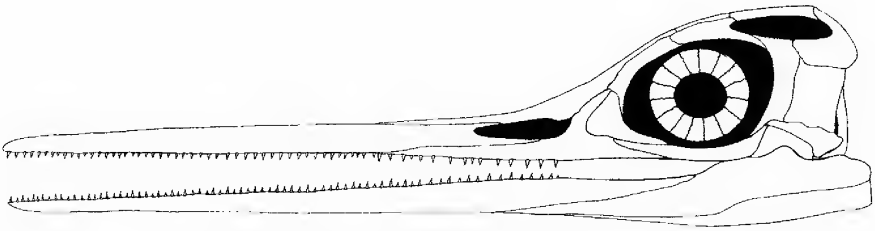
Cymbospondylus petrinus



Besanosaurus leptorhynchus



Shastasaurus alexandrae



Mikadocephalus gracilirostris

Fig. 3. Skull reconstructions of Middle to Upper Triassic ichthyosaurs in lateral view. *Cymbospondylus petrinus* from MAISCH 2000, *Besanosaurus leptorhynchus* based on DAL SASSO & PINNA 1996 and pers. obs. (Zürich), *Shastasaurus alexandrae* from MAISCH 2000, *Mikadocephalus gracilirostris* from MAISCH & MATZKE 1999.

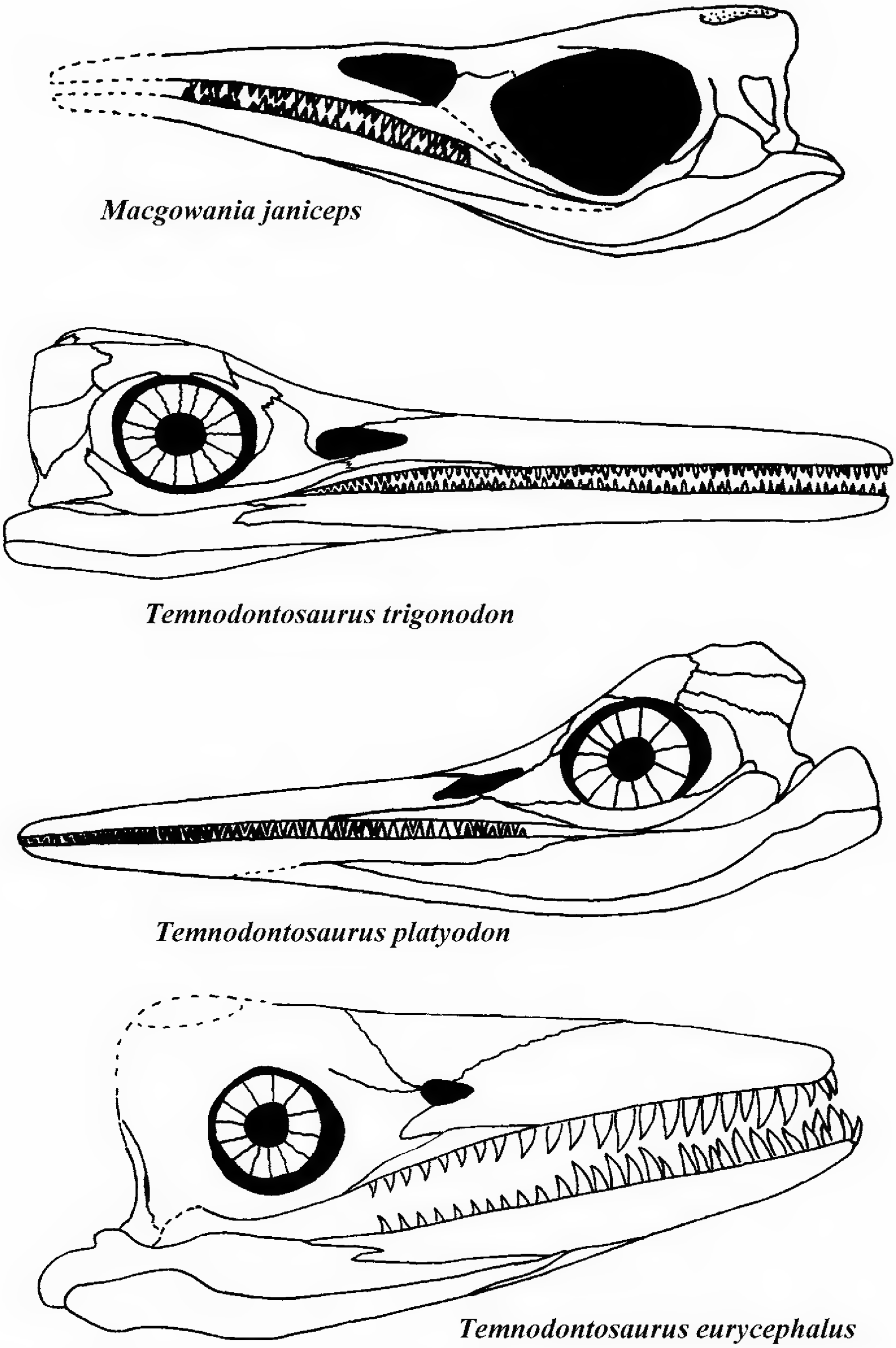
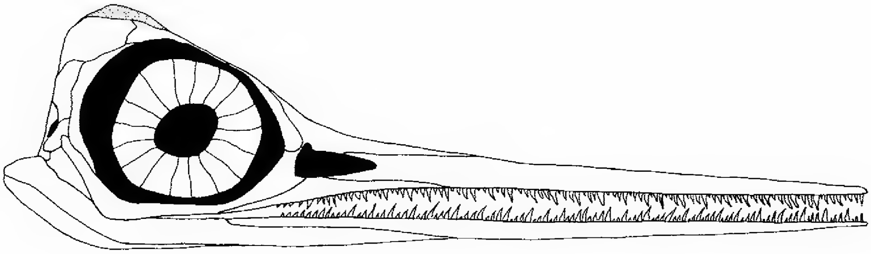
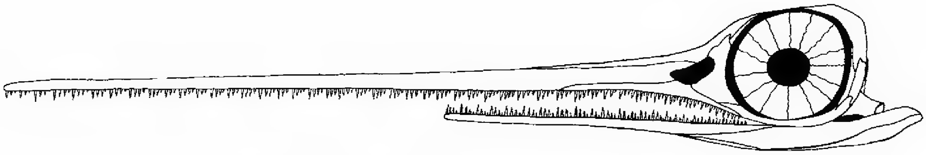

Macgowania janiceps
Temnodontosaurus trigonodon
Temnodontosaurus platyodon
Temnodontosaurus eurycephalus

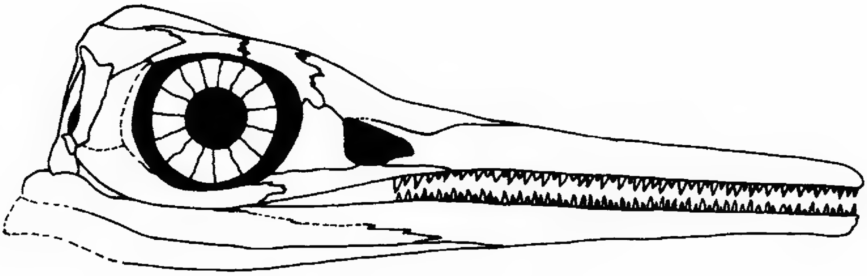
Fig. 4. Skull reconstructions of Upper Triassic to Lower Jurassic ichthyosaurs in lateral view. *Macgowania janiceps* modified from McGowan 1996a, *Temnodontosaurus trigonodon* from Maisch & Hungerbühler 1997b, *Temnodontosaurus platyodon* based on Owen 1881 and Maisch & Hungerbühler in press, *Temnodontosaurus eurycephalus* modified from Owen 1881.



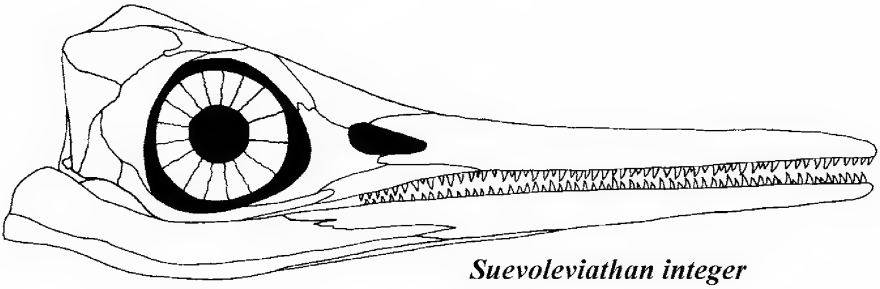
Leptonectes tenuirostris



Eurhinosaurus longirostris

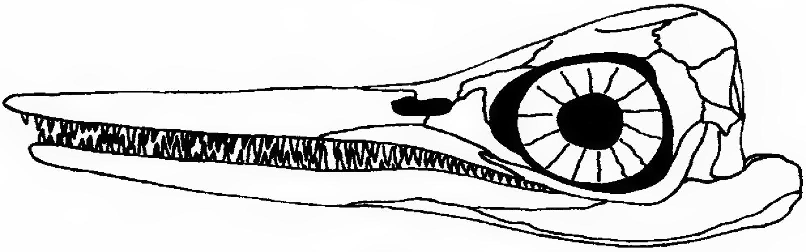


Suevoleviathan disinteger

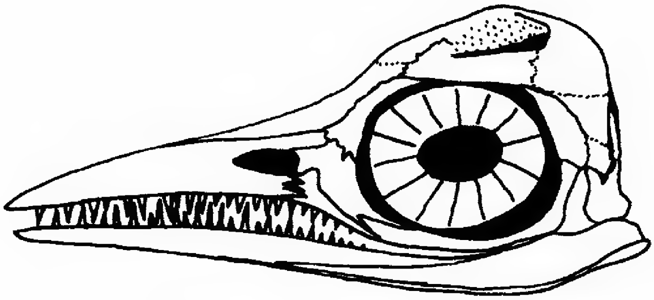


Suevoleviathan integer

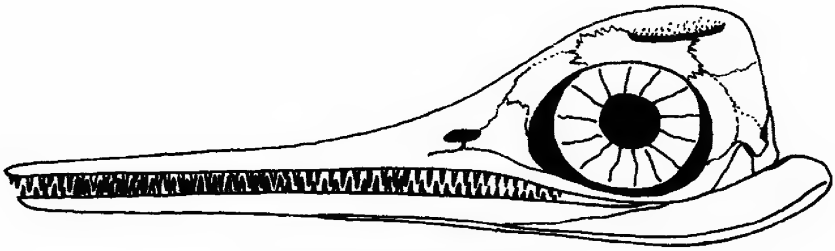
Fig. 5. Skull reconstructions of Lower Jurassic ichthyosaurs in lateral view. *Leptonectes tenuirostris* based on pers. obs. (Berlin), *Eurhinosaurus longirostris* based on pers. obs. (Stuttgart), *Suevoleviathan disinteger* from MAISCH in press a, *Suevoleviathan integer* from MAISCH in press a.



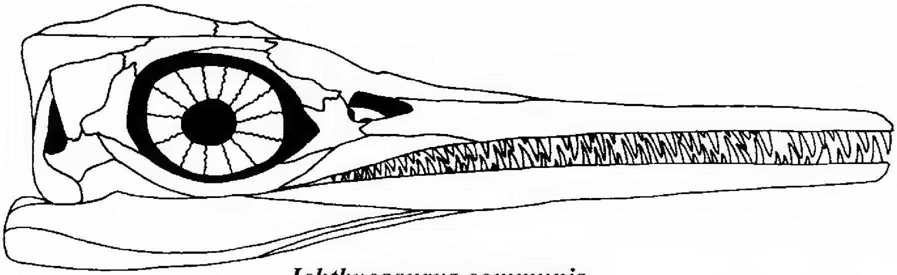
Ichthyosaurus intermedius



Ichthyosaurus breviceps



Ichthyosaurus conybeari



Ichthyosaurus communis

Fig. 6. Skull reconstructions of the species of *Ichthyosaurus* in lateral view, *Ichthyosaurus intermedius* modified from MAISCH 1997b, *Ichthyosaurus breviceps* based on MCGOWAN 1974b and pers. obs. (Tübingen), *Ichthyosaurus conybeari* based on MCGOWAN 1974b and pers. obs. (Coburg), *Ichthyosaurus communis* from MAISCH & MATZKE 2000b.

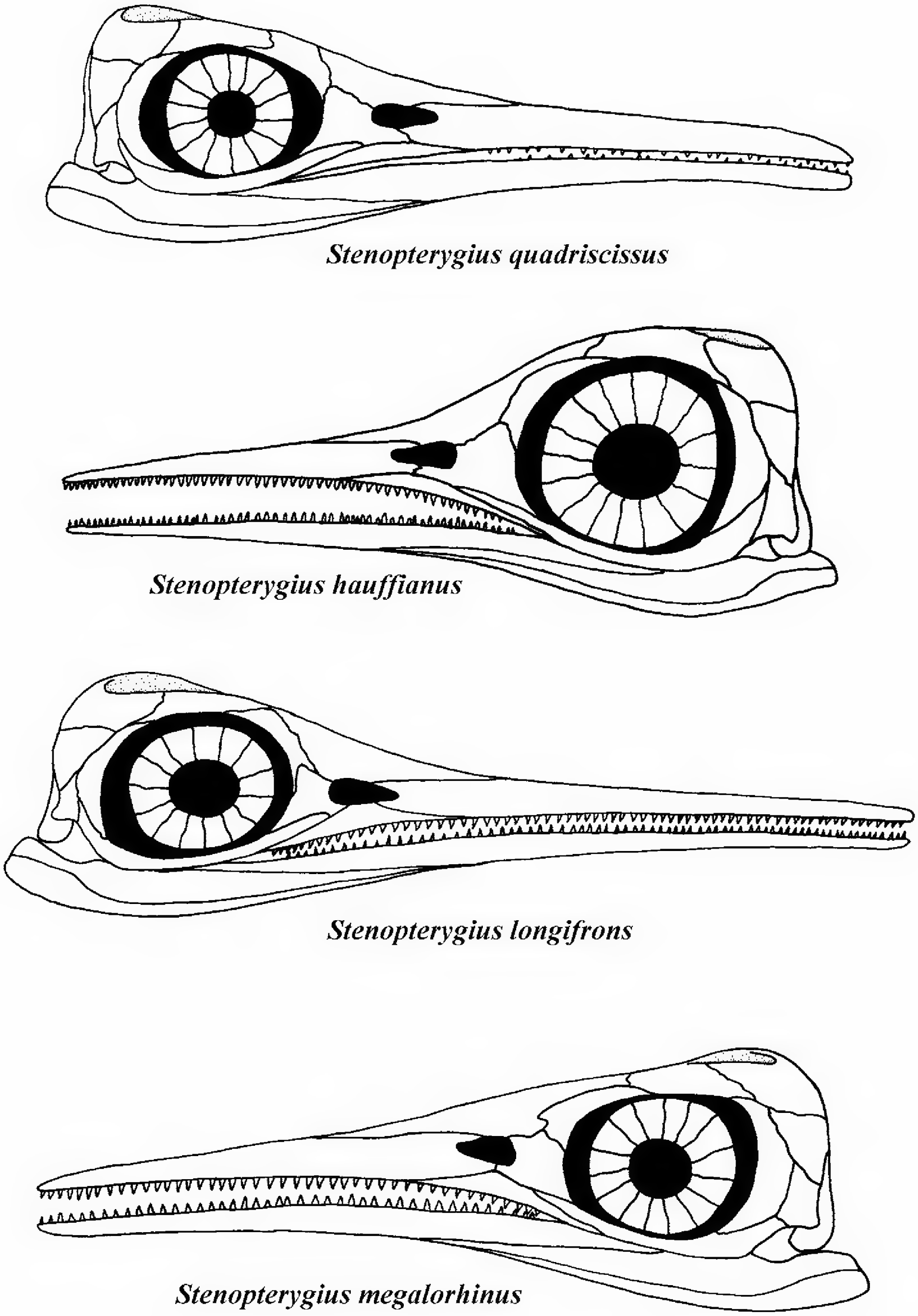
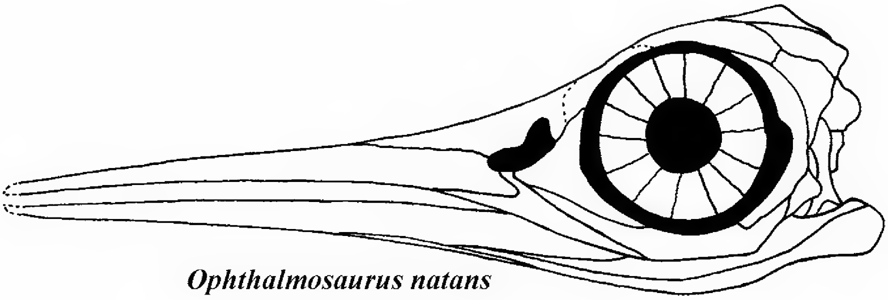
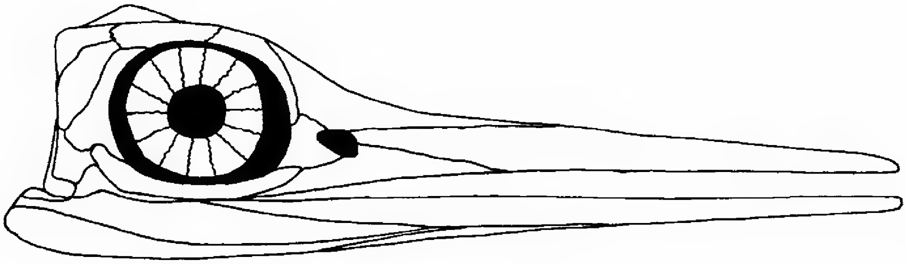

Stenopterygius quadriscissus
Stenopterygius hauffianus
Stenopterygius longifrons
Stenopterygius megalorhinus

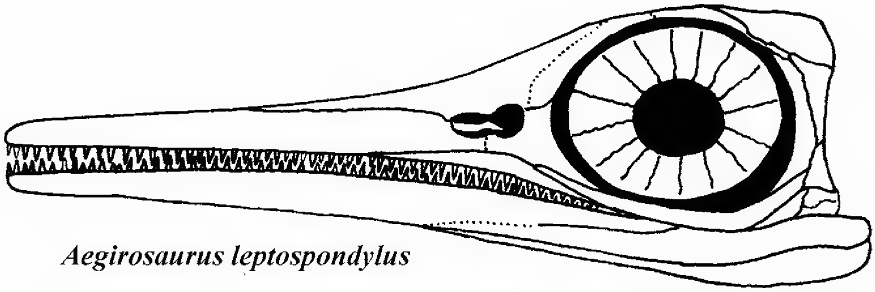
Fig. 7. Skull reconstructions of the species of *Stenopterygius* in lateral view. *Stenopterygius quadriscissus* pers. obs. (Tübingen, Stuttgart), *Stenopterygius hauffianus* pers. obs. (Tübingen, Stuttgart), *Stenopterygius longifrons* pers. obs. (Tübingen, Stuttgart), *Stenopterygius megalorhinus* pers. obs. (Tübingen, Stuttgart).



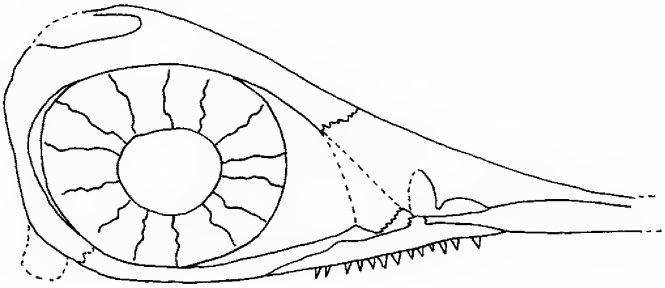
Ophthalmosaurus natans



Ophthalmosaurus icenicus

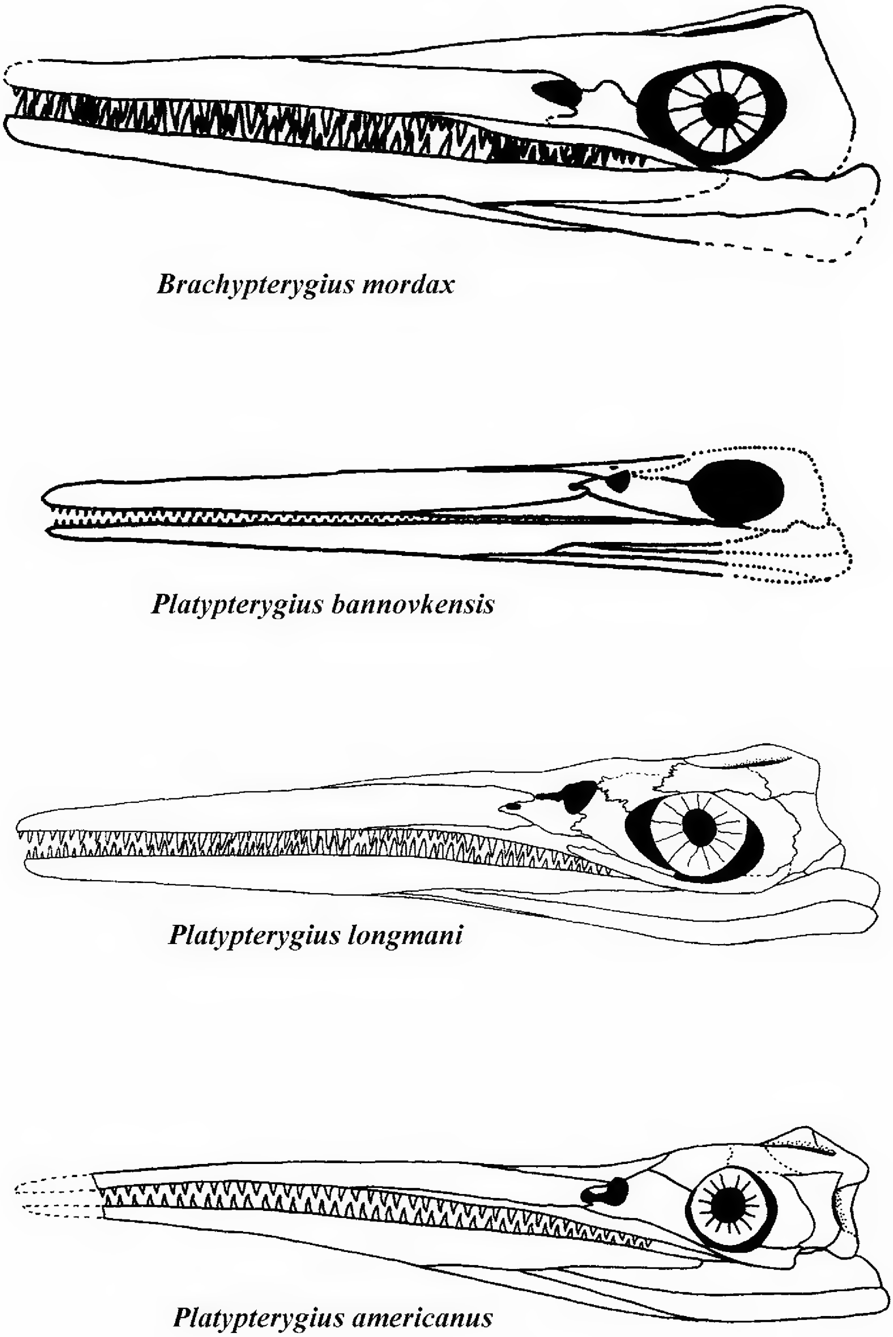


Aegirosaurus leptospondylus



Aegirosaurus sp.

Fig. 8. Skull reconstructions of Middle to Upper Jurassic ichthyosaurs in lateral view. *Ophthalmosaurus natans* modified from GILMORE 1905, *Ophthalmosaurus icenicus* based on ANDREWS 1910, MAISCH 1998b, *Aegirosaurus leptospondylus* pers. obs. (München, Stuttgart), *Aegirosaurus* sp. modified from GASPARINI 1988.



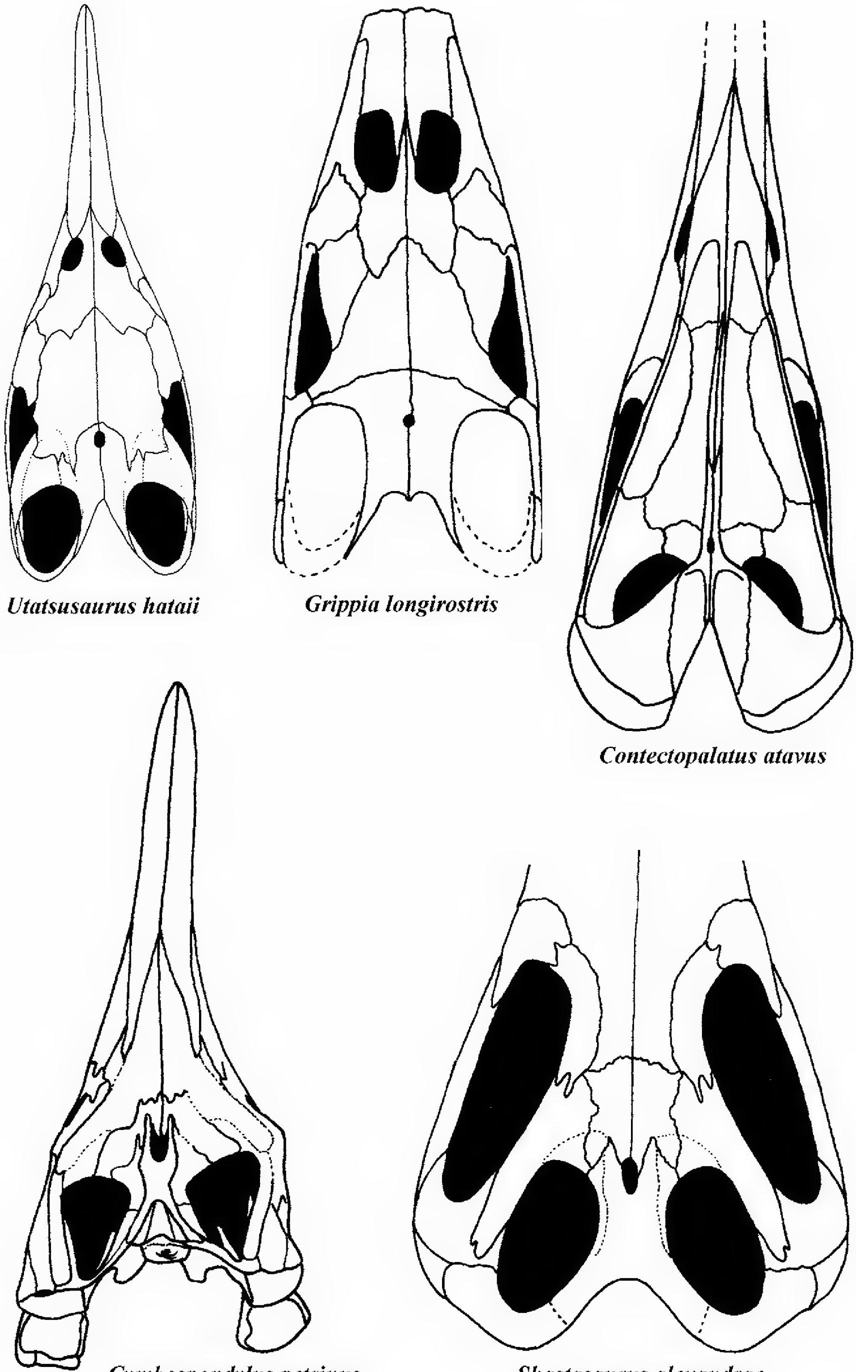
Brachypterygius mordax

Platypterygius bannovkensis

Platypterygius longmani

Platypterygius americanus

Fig. 9. Skull reconstructions of Upper Jurassic to Cretaceous ichthyosaurs in lateral view. *Brachypterygius mordax* modified from McGowan 1976, *Platypterygius bannovkensis* from Arkhangelsky 1998b, *Platypterygius longmani* modified from Wade 1984, 1990, *Platypterygius americanus* from Romer 1969.



Utatsusaurus hataii

Grippia longirostris

Contectopalatus atavus

Cymbospondylus petrinus

Shastasaurus alexandrae

Fig. 10. Skull reconstructions of Triassic ichthyosaurs in dorsal view. *Utatsusaurus hataii* pers. obs. (Motani's specimens), *Grippia longirostris* modified from Wiman 1933 and Motani 1998b, *Contectopalatus atavus* pers. obs. (Stuttgart, Berlin), *Cymbospondylus petrinus* based on Merriam 1908 and pers. obs. (Berkeley), *Shastasaurus alexandrae* pers. obs. (Berkeley).

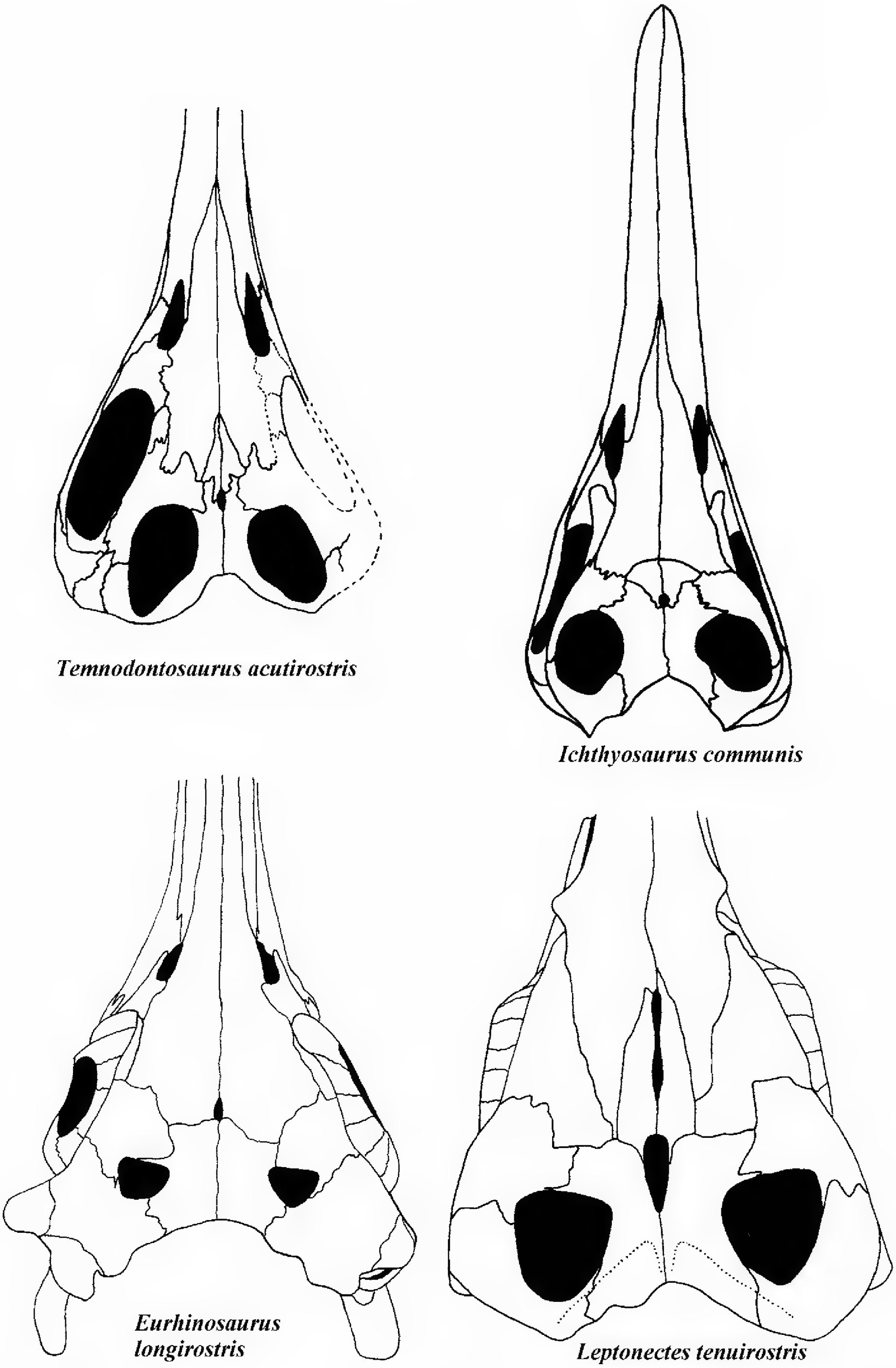
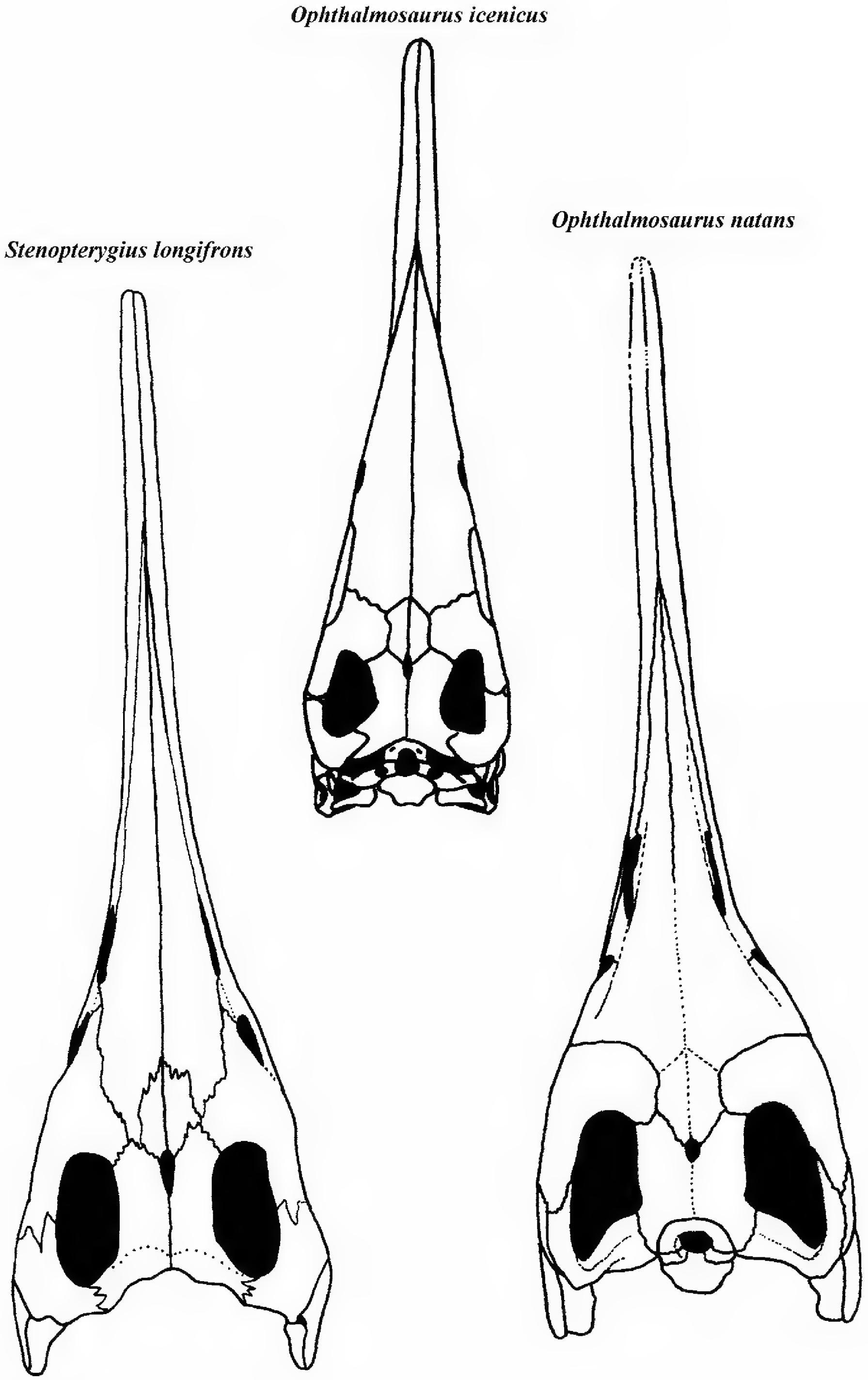
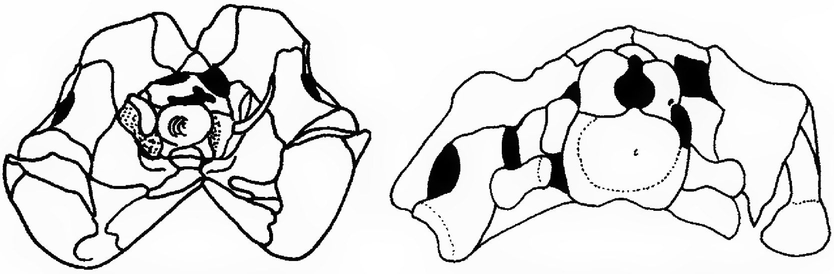

Temnodontosaurus acutirostris
Ichthyosaurus communis
Eurhinosaurus longirostris
Leptonectes tenuirostris

Fig. 11. Skull reconstructions of Lower Jurassic ichthyosaurs in dorsal view. *Temnodontosaurus acutirostris* modified from Seeley 1880, *Ichthyosaurus communis* modified from Sollas 1916, *Eurhinosaurus longirostris* pers. obs. (Stuttgart), *Leptonectes tenuirostris* pers. obs. (Berlin).



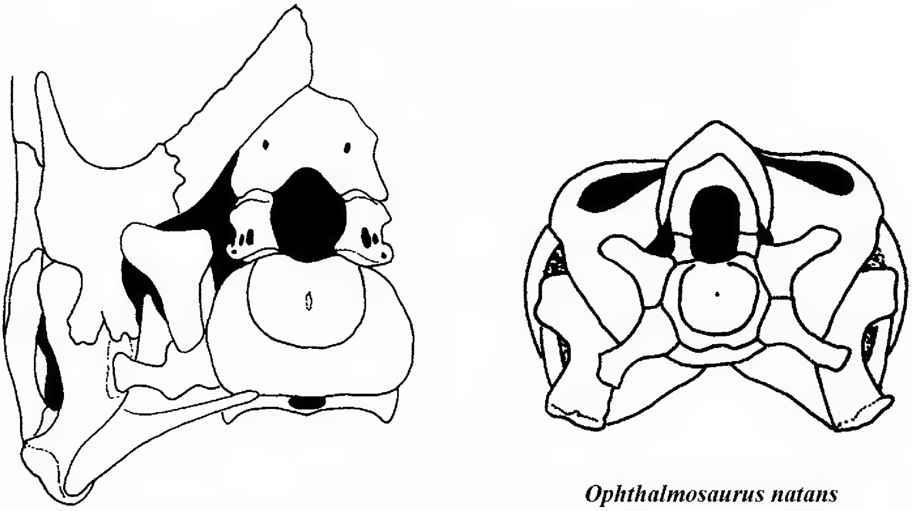
Ophthalmosaurus icenicus
Stenopterygius longifrons
Ophthalmosaurus natans

Fig. 12. Skull reconstructions of Lower to Upper Jurassic ichthyosaurs in dorsal view. *Stenopterygius longifrons* from Deslongchamps 1876, *Ophthalmosaurus icenicus* from Appleby 1956, *Ophthalmosaurus natans* modified from Gilmore 1905.



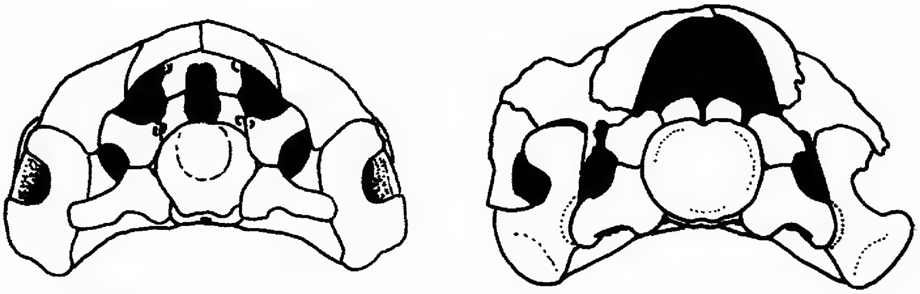
Cymbospondylus petrinus

Temnodontosaurus trigonodon



Ophthalmosaurus natans

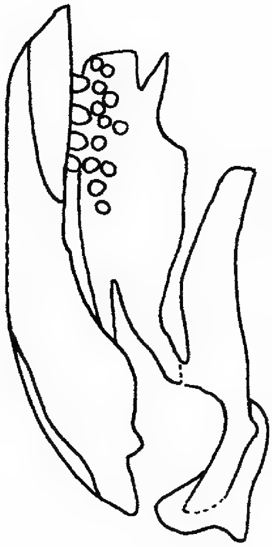
Ichthyosaurus communis



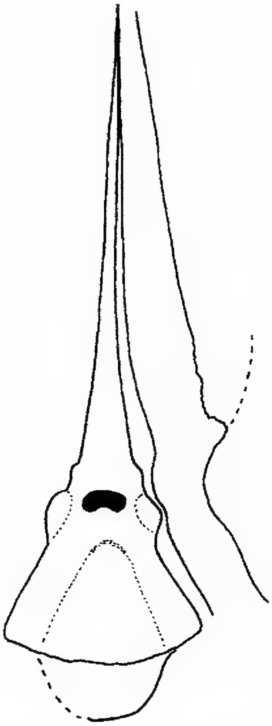
Ophthalmosaurus icenicus

Platypterygius longmani

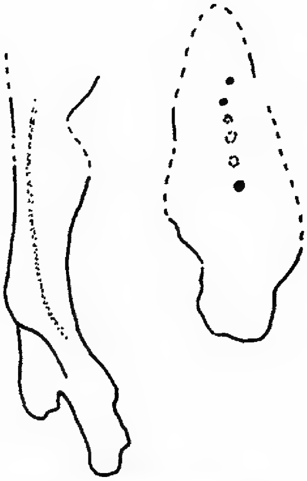
Fig. 13. Reconstructions of ichthyosaur skulls in occipital view. *Cymbospondylus petrinus* from MERRIAM 1908, *Temnodontosaurus trigonodon* from FRAAS 1913, *Ichthyosaurus communis* modified from McGOWAN 1973, *Ophthalmosaurus natans* from GILMORE 1905, *Ophthalmosaurus icenicus* from APPLEBY 1956, *Platypterygius longmani* from WADE 1990.



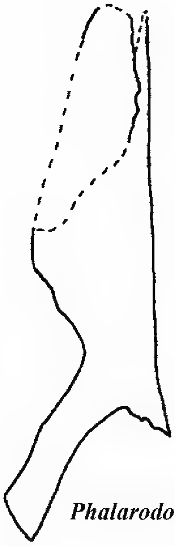
Grippia longirostris



Chaohusaurus geishanensis

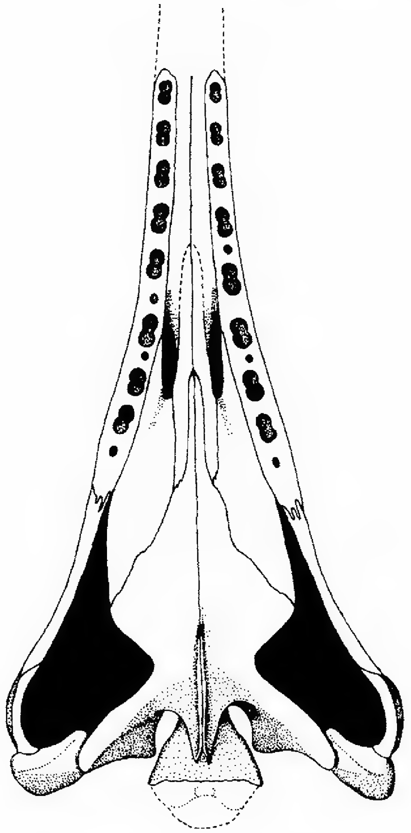


Wimanius odontopalatus

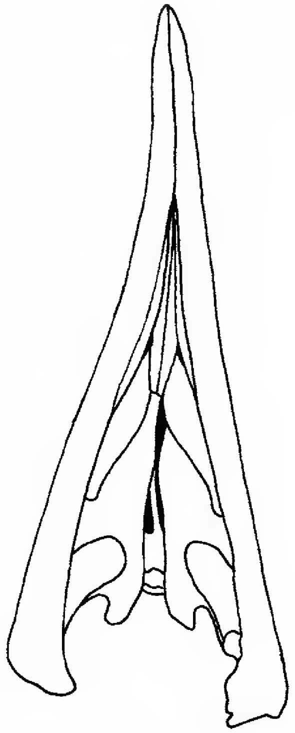


Phalarodon nordenskioeldii

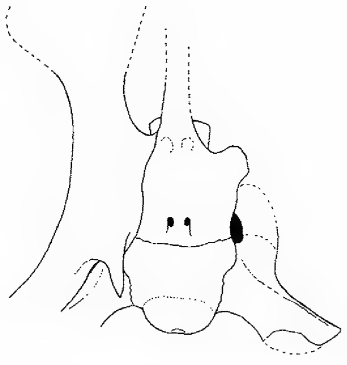
Fig. 14. Palates of Lower to Middle Triassic ichthyosaurs in ventral view. *Grippia longirostris* from WIMAN 1933, *Chaohusaurus geishanensis* from MAISCH in press b, *Wimanius odontopalatus* modified from MAISCH & MATZKE 1998a, *Phalarodon nordenskioeldii* modified from NICHOLLS et al. 1999.



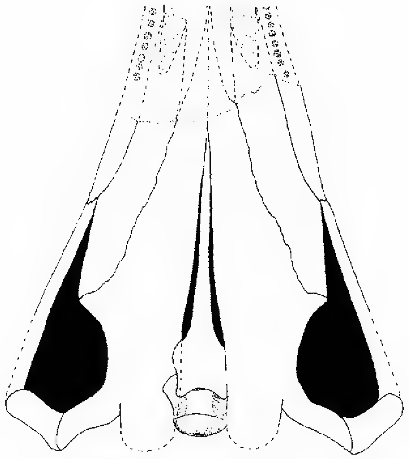
Contectopalatus atavus



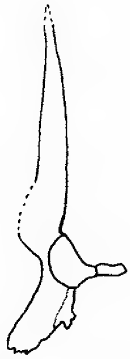
Cymbospondylus petrinus



Phantomosaurus neubigi

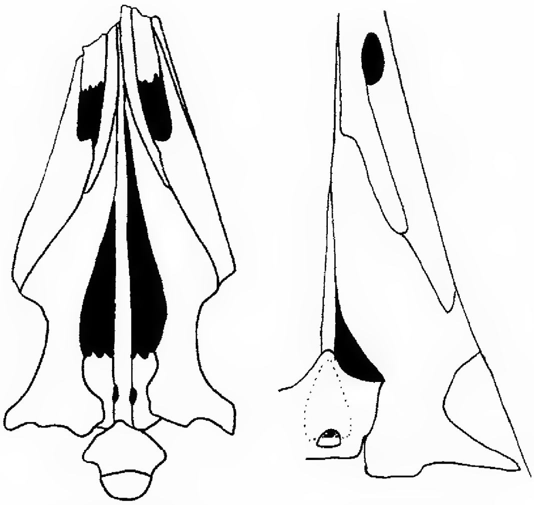


Shastasaurus alexandrae



Mikadocephalus gracilirostris

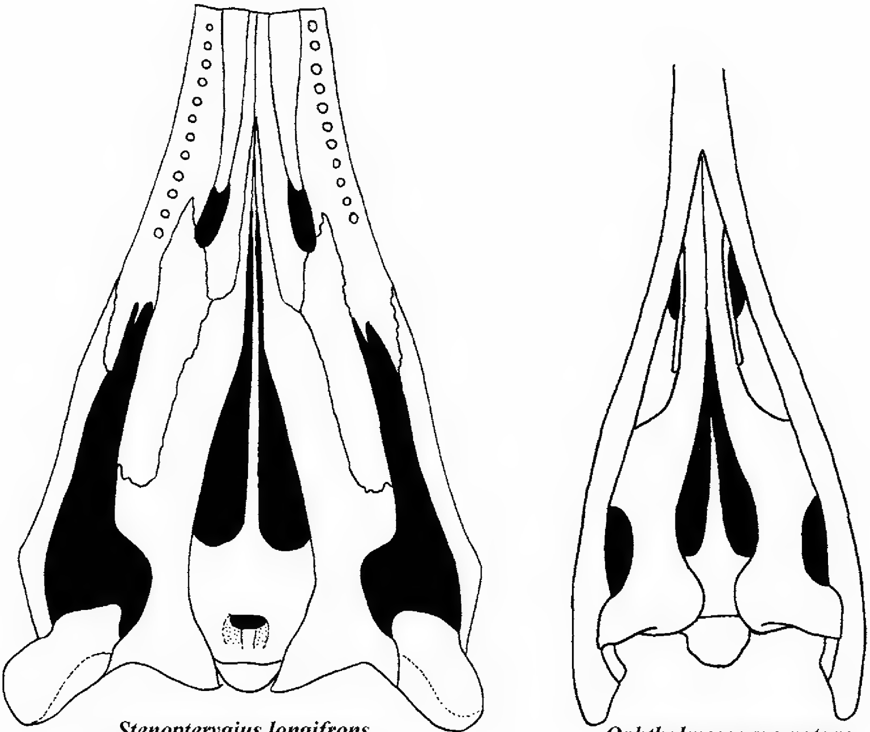
Fig. 15. Palates of Middle to Upper Triassic ichthyosaurs in ventral view. *Contectopalatus atavus* from MAISCH & MATZKE in press b, *Cymbospondylus petrinus* from MERRIAM 1908, *Phantomosaurus neubigi* pers. obs. (München), *Shastasaurus alexandrae* from MAISCH 2000, *Mikadocephalus gracilirostris* modified from MAISCH & MATZKE 1997a.



Temnodontosaurus trigonodon

Eurhinosaurus longirostris

Ichthyosaurus communis



Stenopterygius longifrons

Ophthalmosaurus natans

Fig. 16. Palates of Jurassic ichthyosaurs in ventral view. *Temnodontosaurus trigonodon* from von HUENE 1931b, *Eurhinosaurus longirostris* pers. obs. (Stuttgart), *Ichthyosaurus communis* from MCGOWAN 1973, *Stenopterygius longifrons* from OWEN 1881, *Ophthalmosaurus natans* from GILMORE 1905.

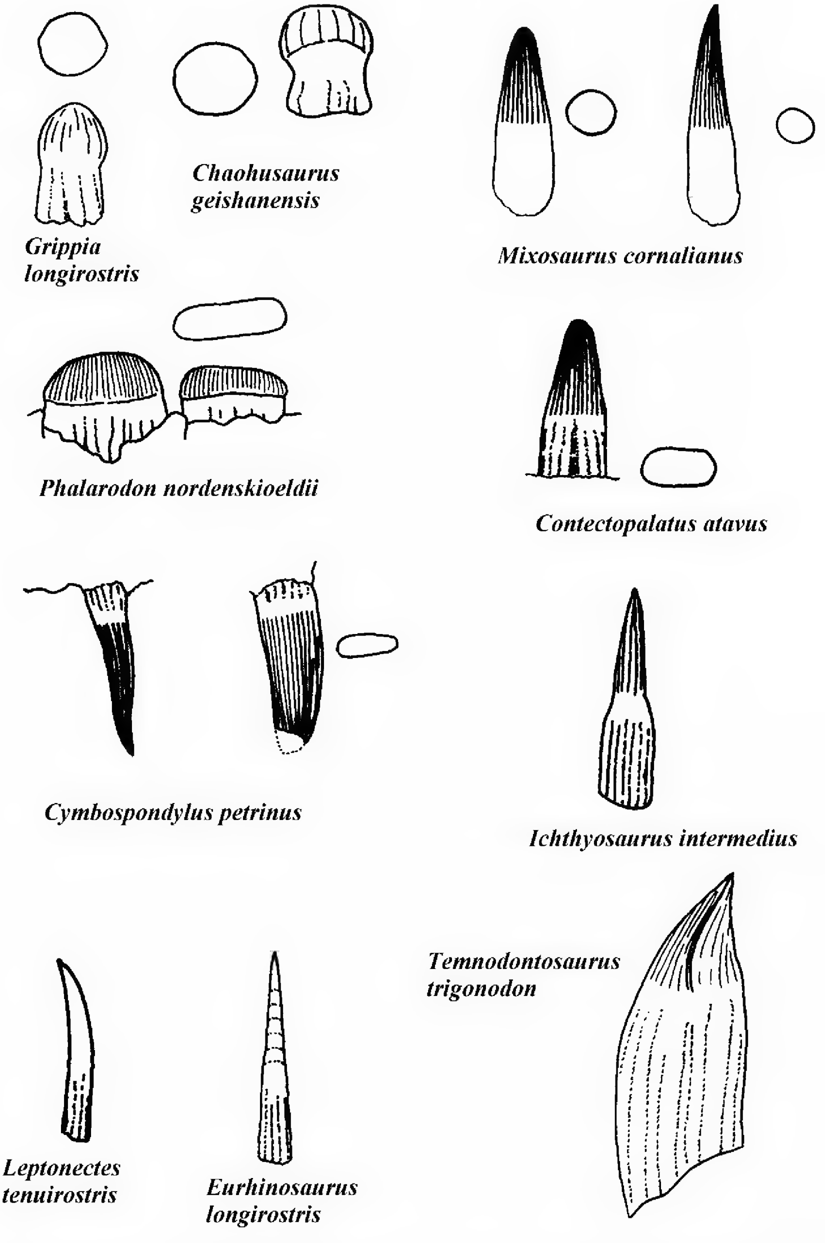

Grippia longirostris
Chaohusaurus geishanensis
Mixosaurus cornalianus
Phalarodon nordenskioeldii
Contectopalatus atavus
Cymbospondylus petrinus
Ichthyosaurus intermedius
Temnodontosaurus trigonodon
Leptonectes tenuirostris
Eurhinosaurus longirostris

Fig. 17. Ichthyosaur teeth. *Grippia longirostris*, posterior dentary tooth, modified from Mazin 1981b, *Chaohusaurus geishanensis* posterior dentary tooth, from Maisch in press b, *Mixosaurus cornalianus* anterior and posterior dentary teeth, pers. obs. (Tübingen), *Phalarodon nordenskioeldii* posterior dentary teeth, pers. obs. (Berkeley), *Contectopalatus atavus* posterior dentary tooth, pers. obs. (Tübingen), *Cymbospondylus petrinus* anterior premaxillary tooth in labial and anterior view, pers. obs. (Berkeley), *Ichthyosaurus intermedius* posterior dentary tooth, from Owen 1881, *Leptonectes tenuirostris* dentary tooth, from Owen 1881, *Eurhinosaurus longirostris* dentary tooth, pers. obs. (Stuttgart), *Temnodontosaurus trigonodon*, dentary tooth, from von Theodori 1854.

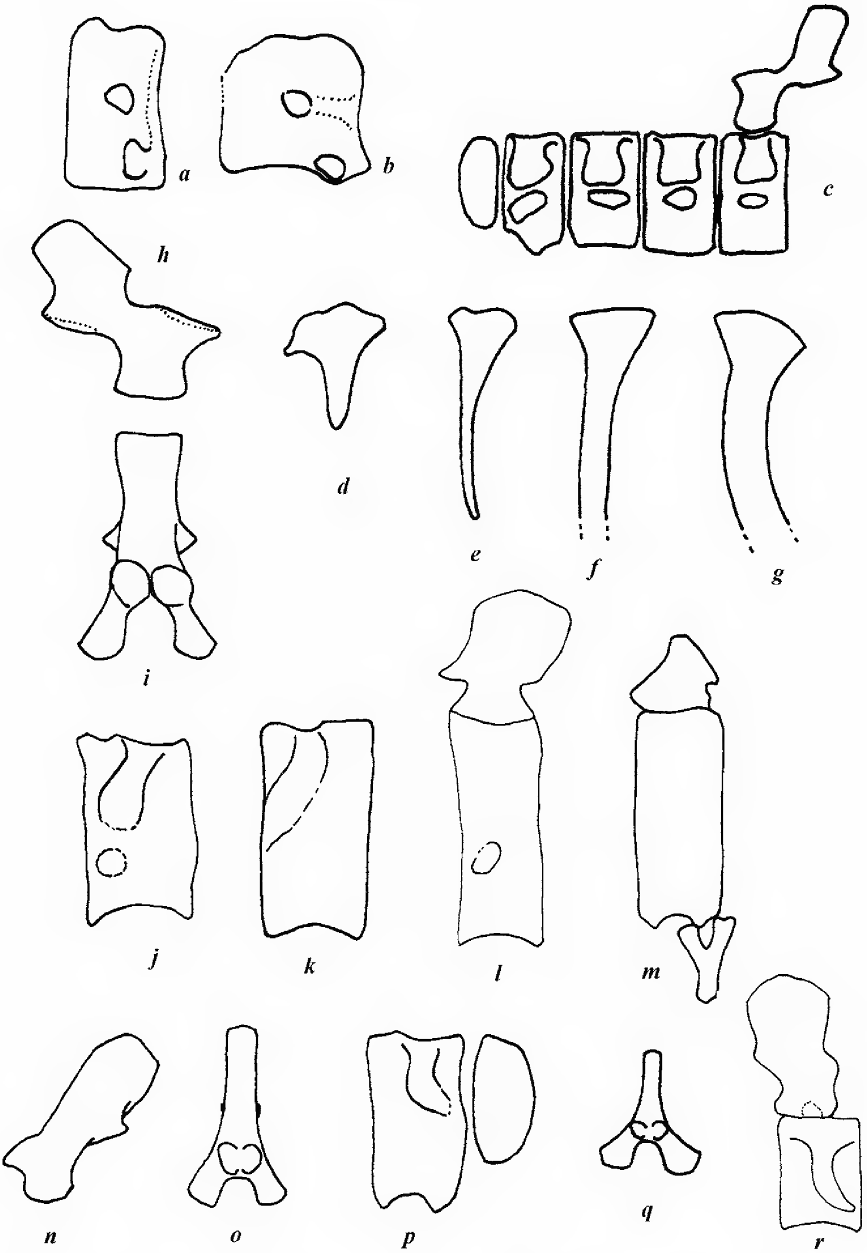


Fig. 18. Triassic ichthyosaur vertebrae and ribs, a: *Toretocnemus californicus*, posterior thoracal centrum, modified from Merriam 1908, b: *Toretocnemus zitteli*, posterior thoracal centrum, pers. obs. (Berkeley), c: *Cymbospondylus petrinus*, atlas-axis and anterior cervicals, from Merriam 1908, d–g: *Cymbospondylus petrinus*, anterior and posterior cervical, anterior and middle thoracal ribs, from Merriam 1908, h–i: *Cymbospondylus petrinus*, anterior cervical neural arch, from Merriam 1908, j–m: *Cymbospondylus petrinus*, anterior cervical, anterior thoracal, anterior and posterior caudal vertebrae, from Merriam 1908, n–p: *Shastasaurus alexandrae* anterior thoracal neural arch, atlas-axis complex, from Merriam 1908, q–r: *Californosaurus perrini* thoracal neural arch, posterior thoracal vertebra, from Merriam 1908.

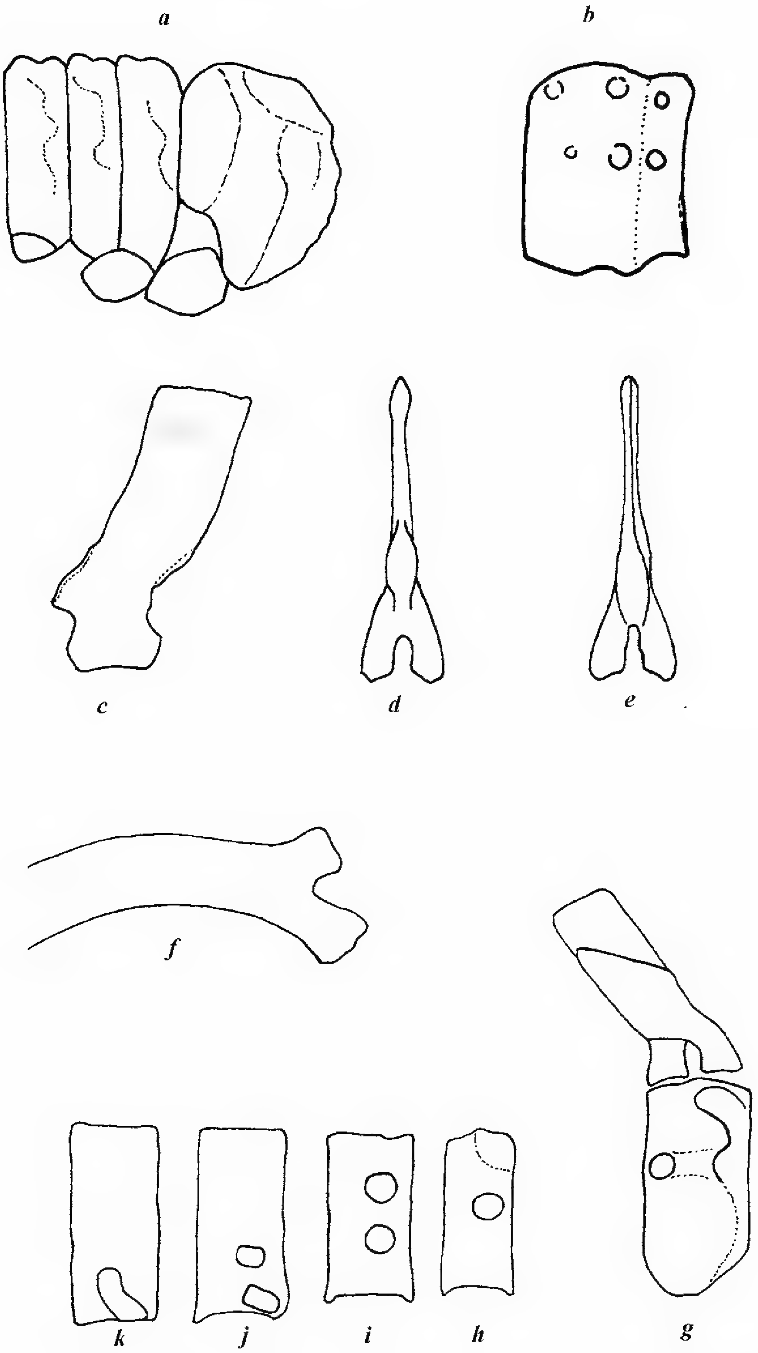


Fig. 19. Jurassic-Cretaceous vertebrae and ribs, a: *Temnodontosaurus platyodon*, juvenile, anteriormost cervicals, from Hawkins 1840, b: *Platypterygius platydactylus*, atlas-axis complex, Broili 1907, c–f: *Ophthalmosaurus icenicus*, thoracal neural arch, thoracal rib head, from Andrews 1910, g–k: *Ophthalmosaurus natans*, atlas-axis, cervical, anterior and posterior thoracal, anterior caudal centra, from Gilmore 1905.

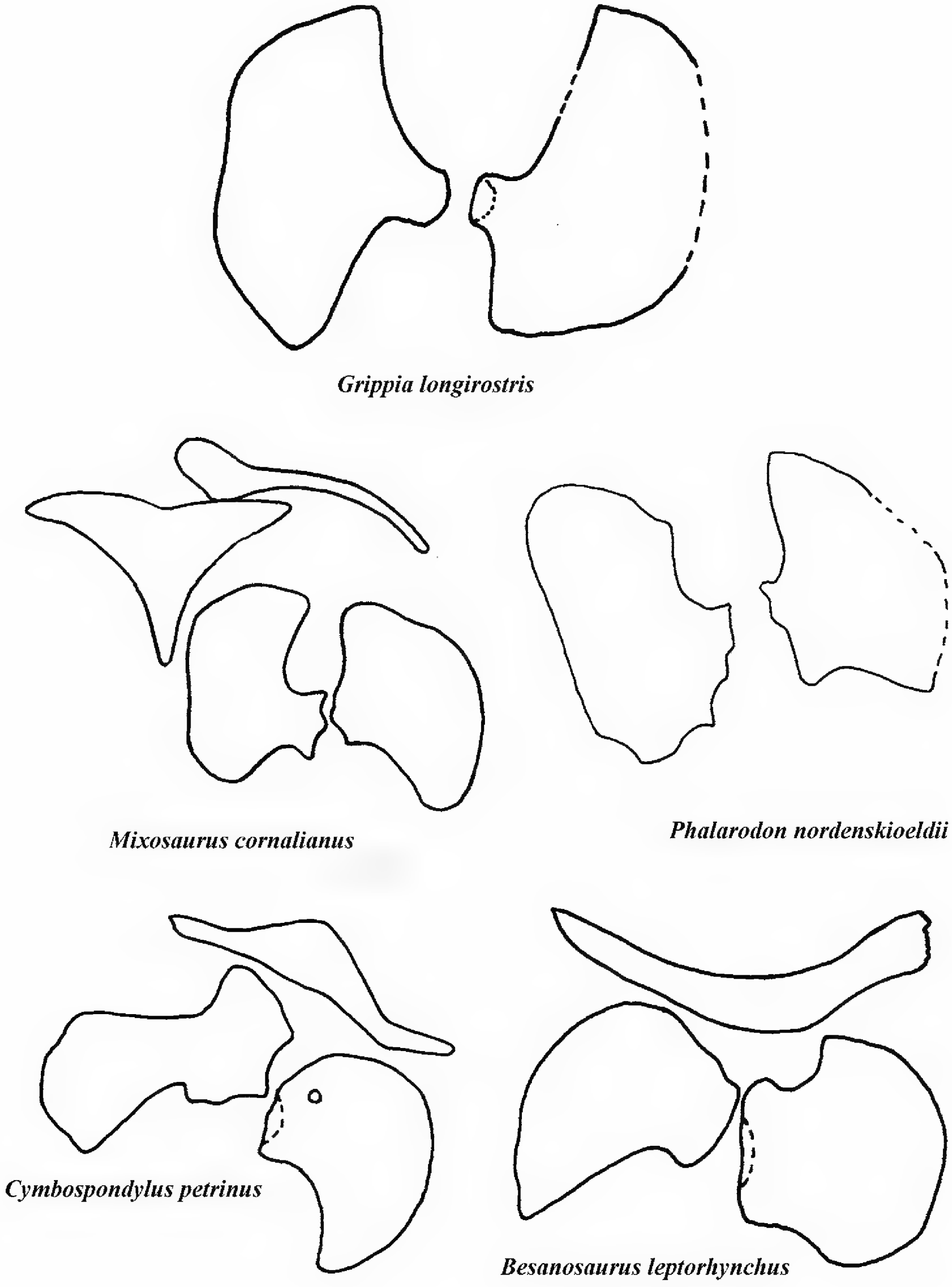

Grippia longirostris
Mixosaurus cornalianus
Phalarodon nordenskioeldii
Cymbospondylus petrinus
Besanosaurus leptorhynchus

Fig. 20. Lower to Middle Triassic ichthyosaur shoulder girdles. *Grippia longirostris* modified from Wiman 1933, *Mixosaurus cornalianus* pers. obs. (Tübingen, Stuttgart, Zürich), *Phalarodon nordenskioeldii* modified from Nicholls et al. 1999, *Cymbospondylus petrinus* from Merriam 1908, *Besanosaurus leptorhynchus* from Dal Sasso & Pinna 1996.

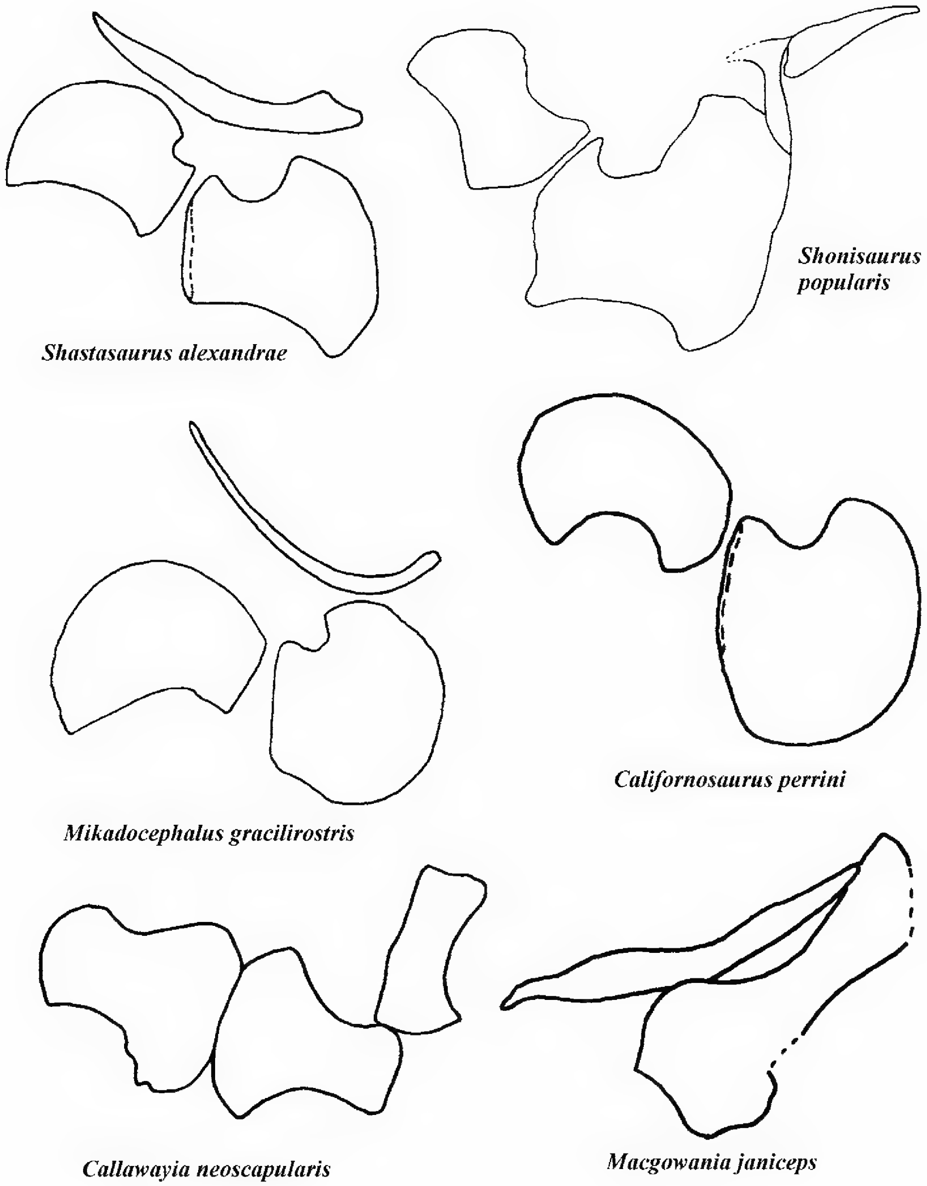
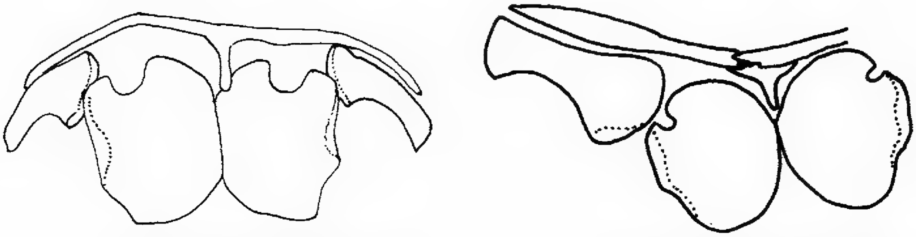
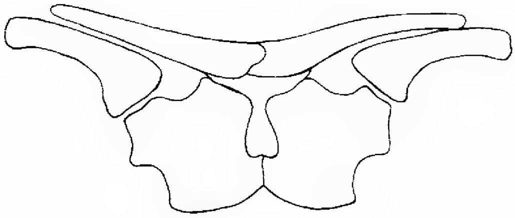

Shastasaurus alexandrae
Shonisaurus popularis
Mikadocephalus gracilirostris
Californosaurus perrini
Callawayia neoscapularis
Macgowania janiceps

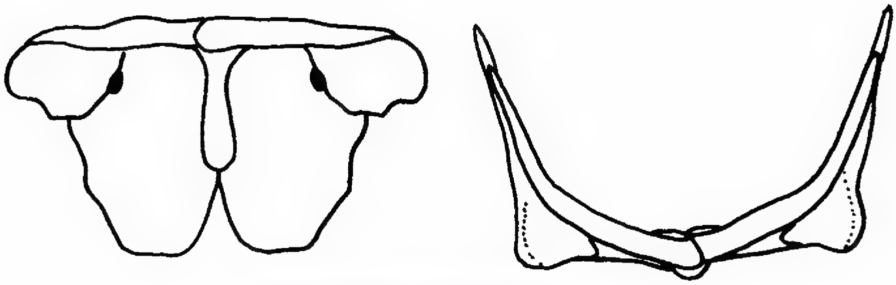
Fig. 21. Middle to Upper Triassic ichthyosaur shoulder girdles. *Shastasaurus alexandrae* from MERRIAM 1908, *Shonisaurus popularis* from CAMP 1980 and MCGOWAN & MOTANI 1999, *Mikadocephalus gracilirostris* pers. obs. (Zürich), *Californosaurus perrini* from MERRIAM 1908, *Callawayia neoscapularis* from MCGOWAN 1994a, *Macgowania janiceps* from MCGOWAN 1996a.



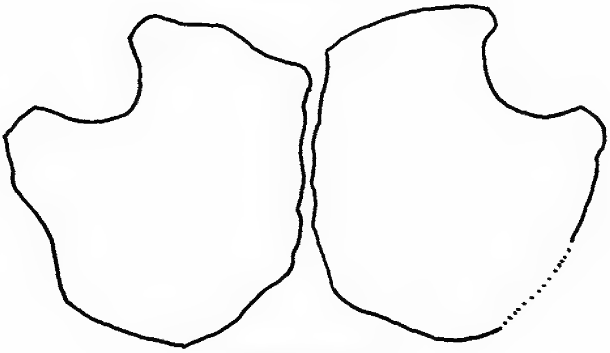
Temnodontosaurus platyodon ***Eurhinosaurus longirostris***



Ichthyosaurus communis

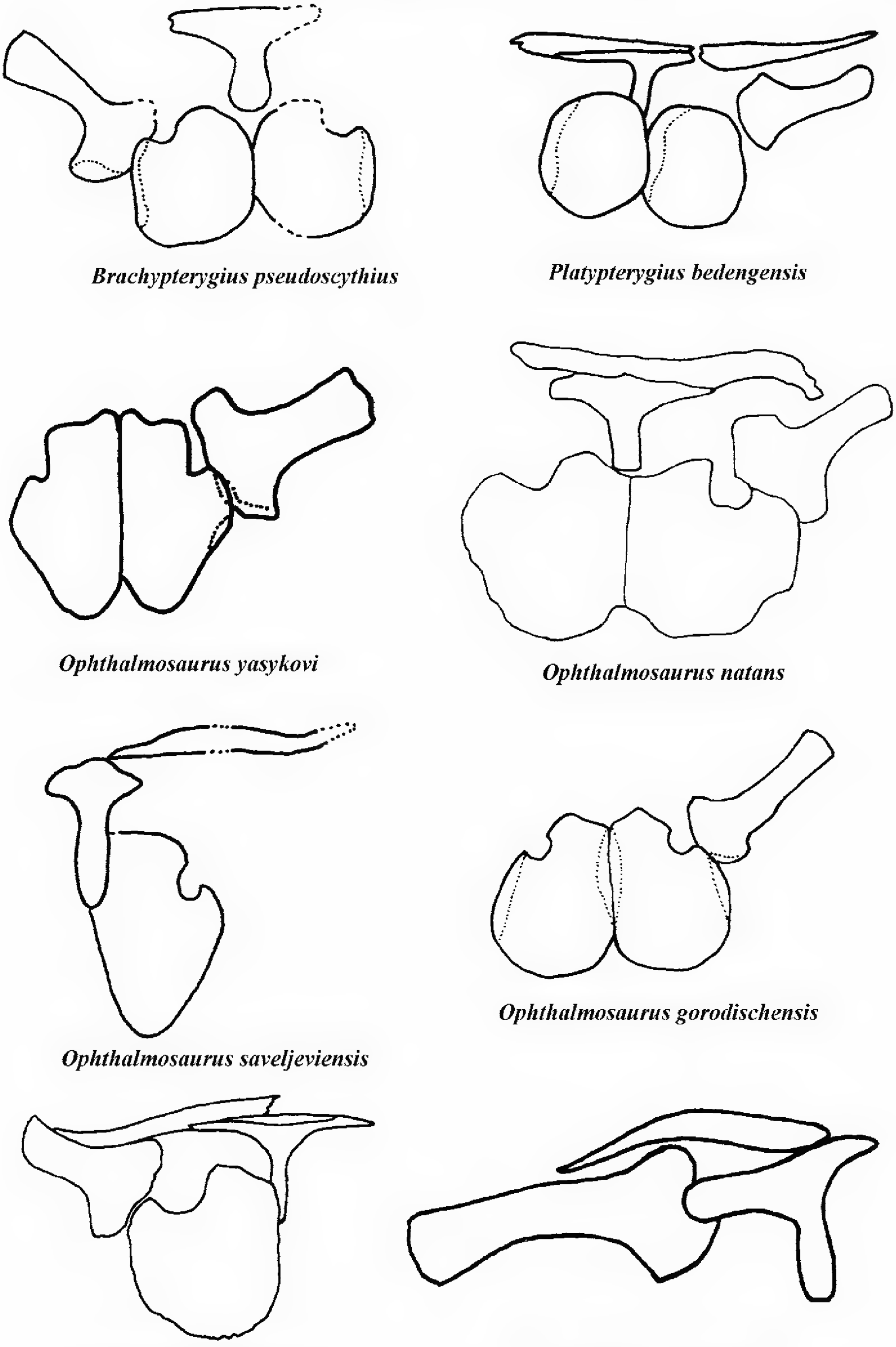


Stenopterygius quadriscissus



Aegirosaurus sp.

Fig. 22. Lower to Upper Jurassic ichthyosaur shoulder girdles. *Temnodontosaurus platyodon* from von HUENE 1922, *Eurhinosaurus longirostris*, modified from von HUENE 1928, *Ichthyosaurus communis* from McGOWAN 1974b, *Stenopterygius quadriscissus* in ventral and anterior views, from JOHNSON 1979, *Aegirosaurus* sp. from GASPARINI 1988.



Brachypterygius pseudoscythius

Platypterygius bedengensis

Ophthalmosaurus yasykovi

Ophthalmosaurus natans

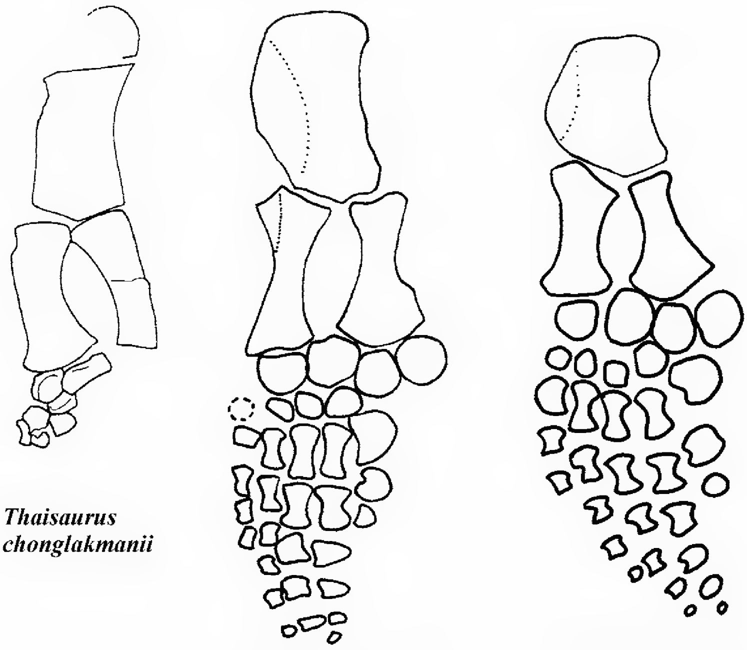
Ophthalmosaurus saveljeviensis

Ophthalmosaurus gorodischensis

Ophthalmosaurus icenicus

Caypullisaurus bonapartei

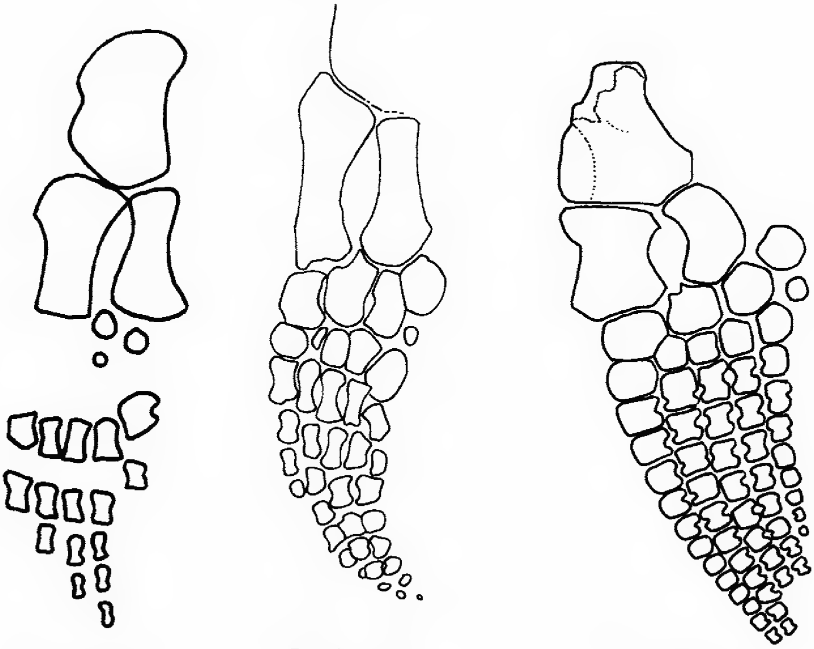
Fig. 23. Middle Jurassic to Cretaceous ichthyosaur shoulder girdles. *Brachypterygius pseudoscythius* from Efimov 1998, *Platypterygius bedengensis* from Efimov 1997, *Ophthalmosaurus yasykovi* from Efimov 1999b, *Ophthalmosaurus natans* from Gilmore 1905, *Ophthalmosaurus saveljeviensis* from Arkhangelsky 1997, *Ophthalmosaurus gorodischensis* from Efimov 1999a, *Ophthalmosaurus icenicus* from Andrews 1910, *Caypullisaurus bonapartei* from Fernández 1997.



Thaisaurus chonglakmanii

Utatsusaurus hataii

Grippia longirostris



Chaohusaurus geishanensis

Parvinatator wapitiensis

Mixosaurus cornalianus

Fig. 24. Lower to Middle Triassic ichthyosaur forefins. *Thaisaurus chonglakmanii* from Mazin et al. 1991, *Utatsusaurus hataii* from Motani 1997a, *Grippia longirostris* from Motani 1998b, *Chaohusaurus geishanensis* from Maisch in press b, *Parvinatator wapitiensis* from Nicholls & Brinkman 1996, *Mixosaurus cornalianus* pers. obs. (Tübingen).

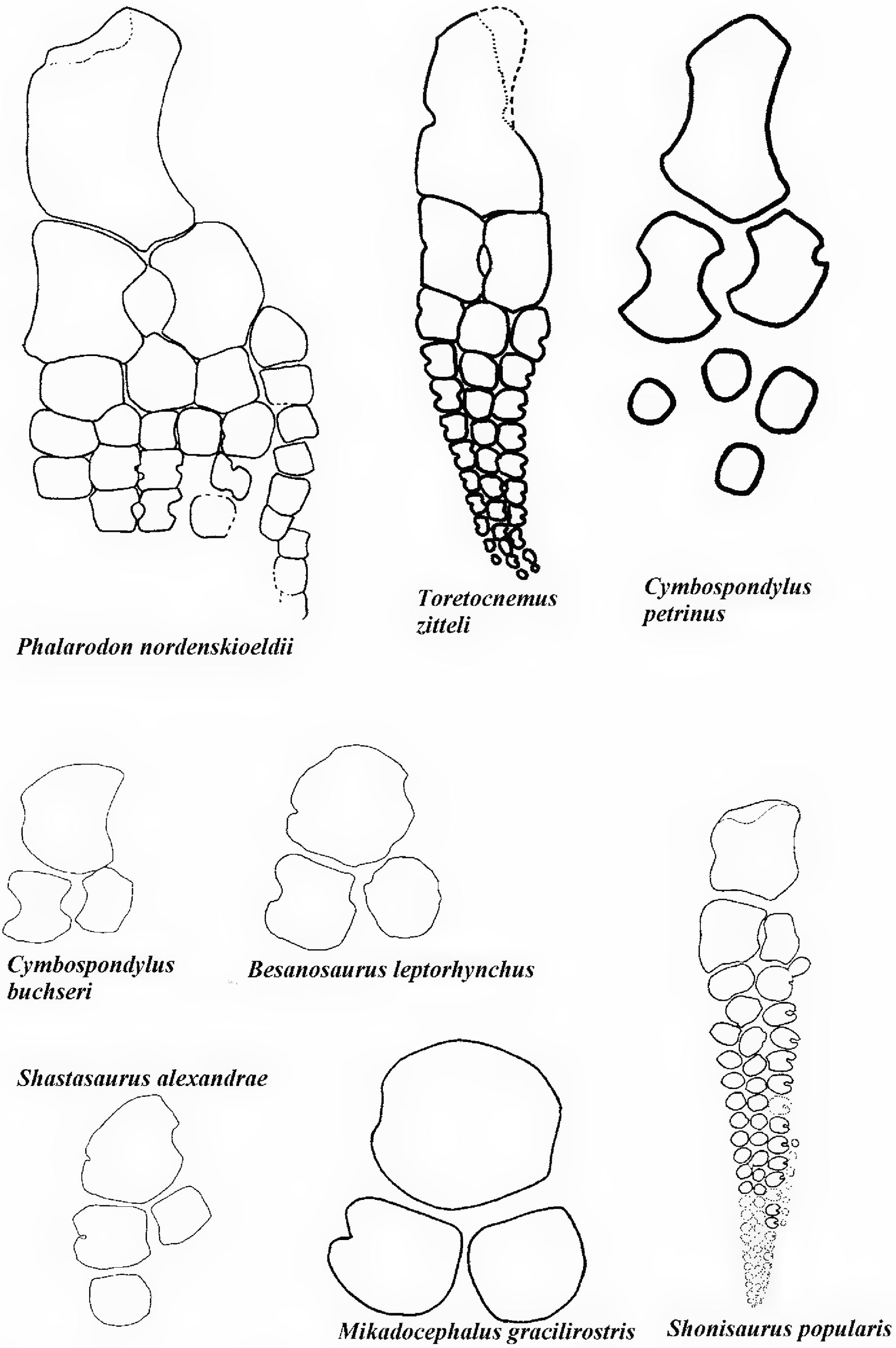
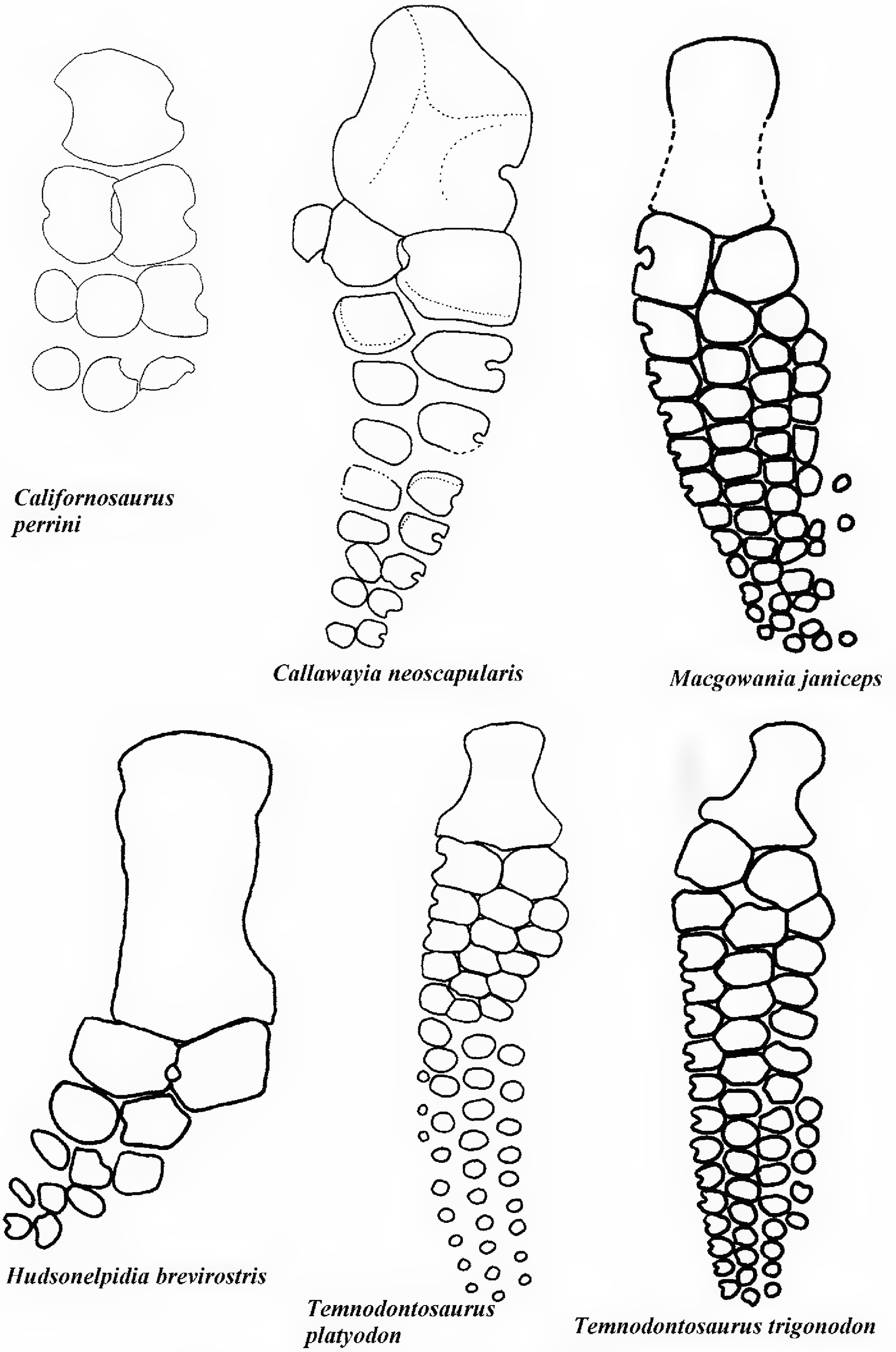

Phalarodon nordenskioeldii
Toretocnemus zitteli
Cymbospondylus petrinus
Cymbospondylus buchseri
Besanosaurus leptorhynchus
Shastasaurus alexandrae
Mikadocephalus gracilirostris
Shonisaurus popularis

Fig. 25. Middle to Upper Triassic ichthyosaur forefins. *Phalarodon nordenskioeldii* from Wiman 1910, *Toretocnemus zitteli* from Merriam 1908, *Cymbospondylus petrinus* from Merriam 1908, *Cymbospondylus buchseri* from Sander 1989, *Besanosaurus leptorhynchus* from Dal Sasso & Pinna 1996, *Shastasaurus alexandrae* from Merriam 1908, *Mikadocephalus gracilirostris* pers. obs. (Zürich), *Shonisaurus popularis* from Camp 1980.



Californosaurus perrini

Callawayia neoscapularis

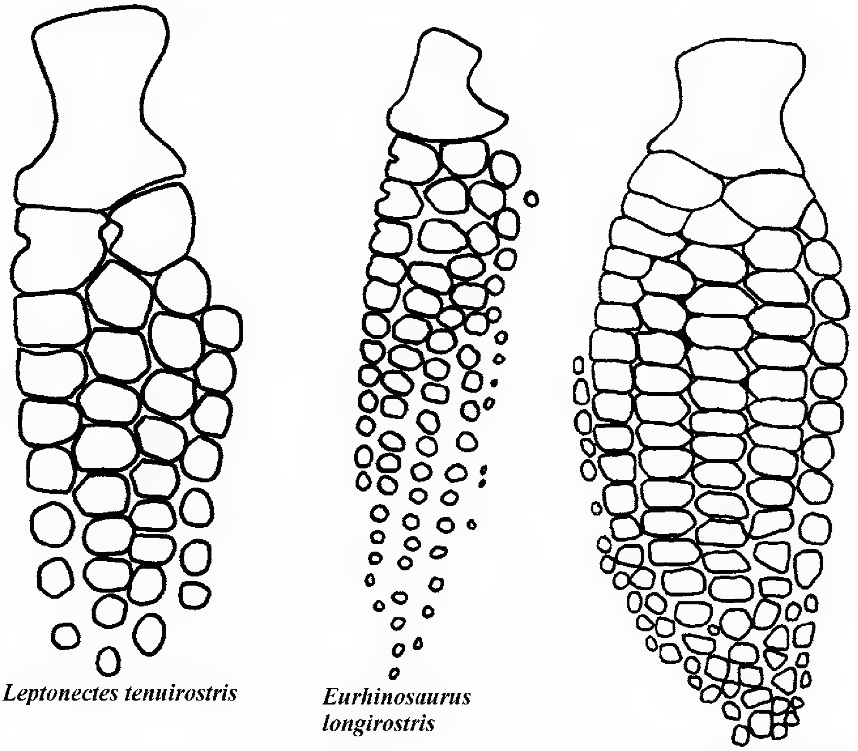
Macgowania janiceps

Hudsonelpidia brevirostris

Temnodontosaurus platyodon

Temnodontosaurus trigonodon

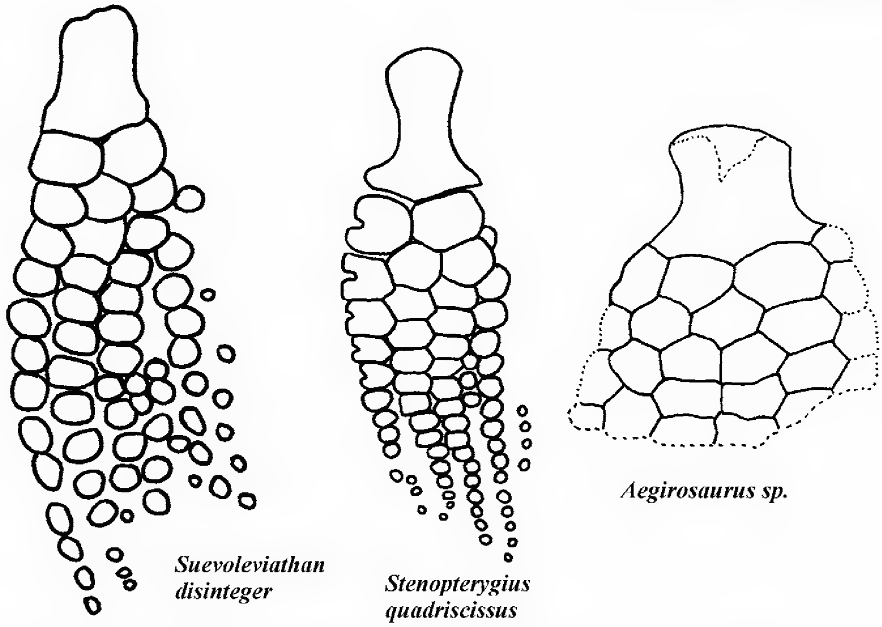
Fig. 26. Upper Triassic to Lower Jurassic ichthyosaur forefins. *Californosaurus perrini* from MERRIAM 1908, *Callawayia neoscapularis* pers. obs. (Toronto), *Macgowania janiceps* from MCGOWAN 1991, *Hudsonelpidia brevirostris* from MCGOWAN 1995, *Temnodontosaurus platyodon* from HAWKINS 1840, *Temnodontosaurus trigonodon* from MCGOWAN 1996c.



Leptonectes tenuirostris

Eurhinosaurus longirostris

Ichthyosaurus communis



Aegirosaurus sp.

Suevoleviathan disinteger

Stenopterygius quadriscissus

Fig. 27. Lower to Upper Jurassic ichthyosaur forefins. *Leptonectes tenuirostris* from OWEN 1881, *Eurhinosaurus longirostris* from VON HUENE 1928, *Ichthyosaurus communis* from VON HUENE 1922, *Suevoleviathan disinteger* from MAISCH 1998b, *Stenopterygius quadriscissus* from VON HUENE 1922, *Aegirosaurus* sp. from GASPARINI 1988.

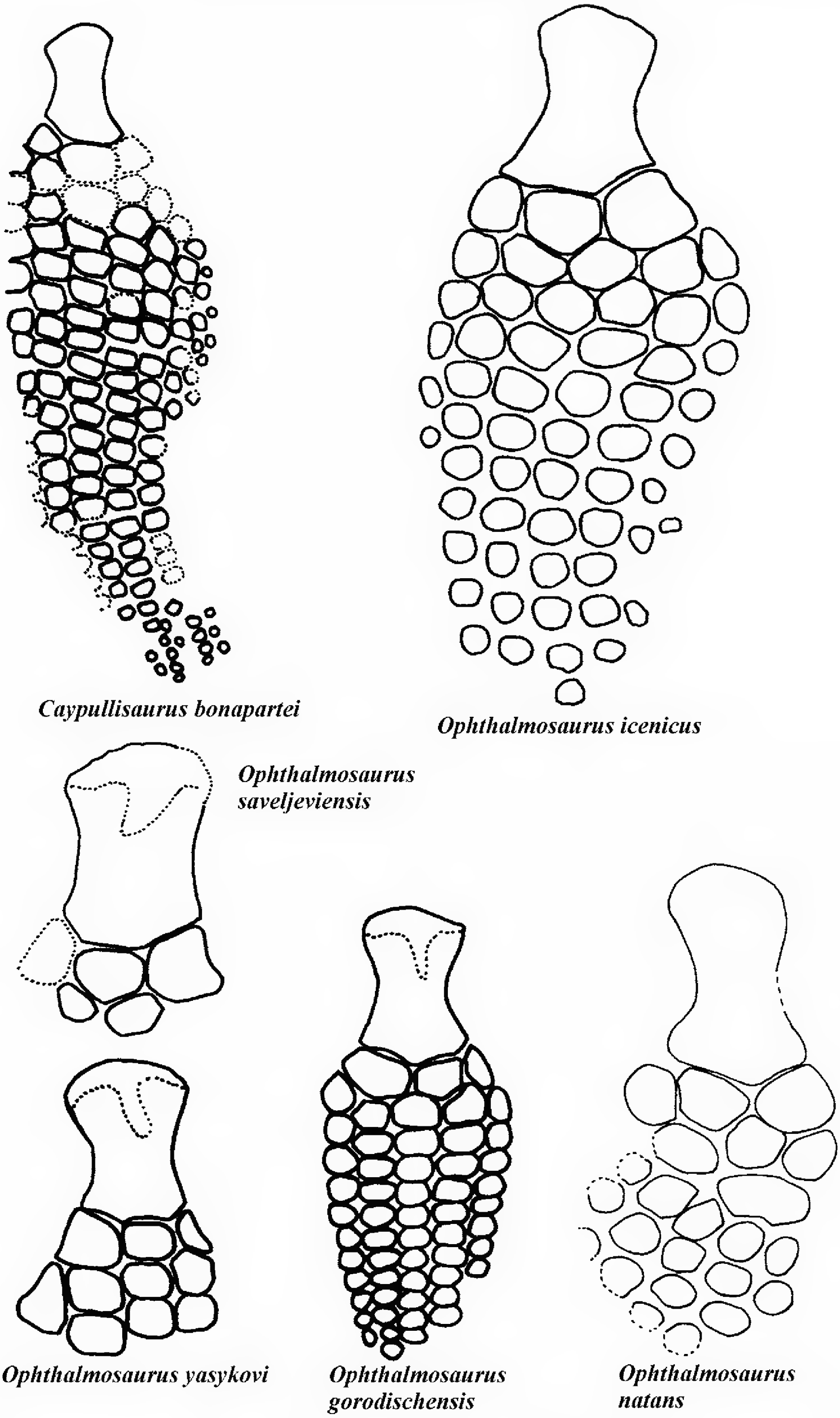
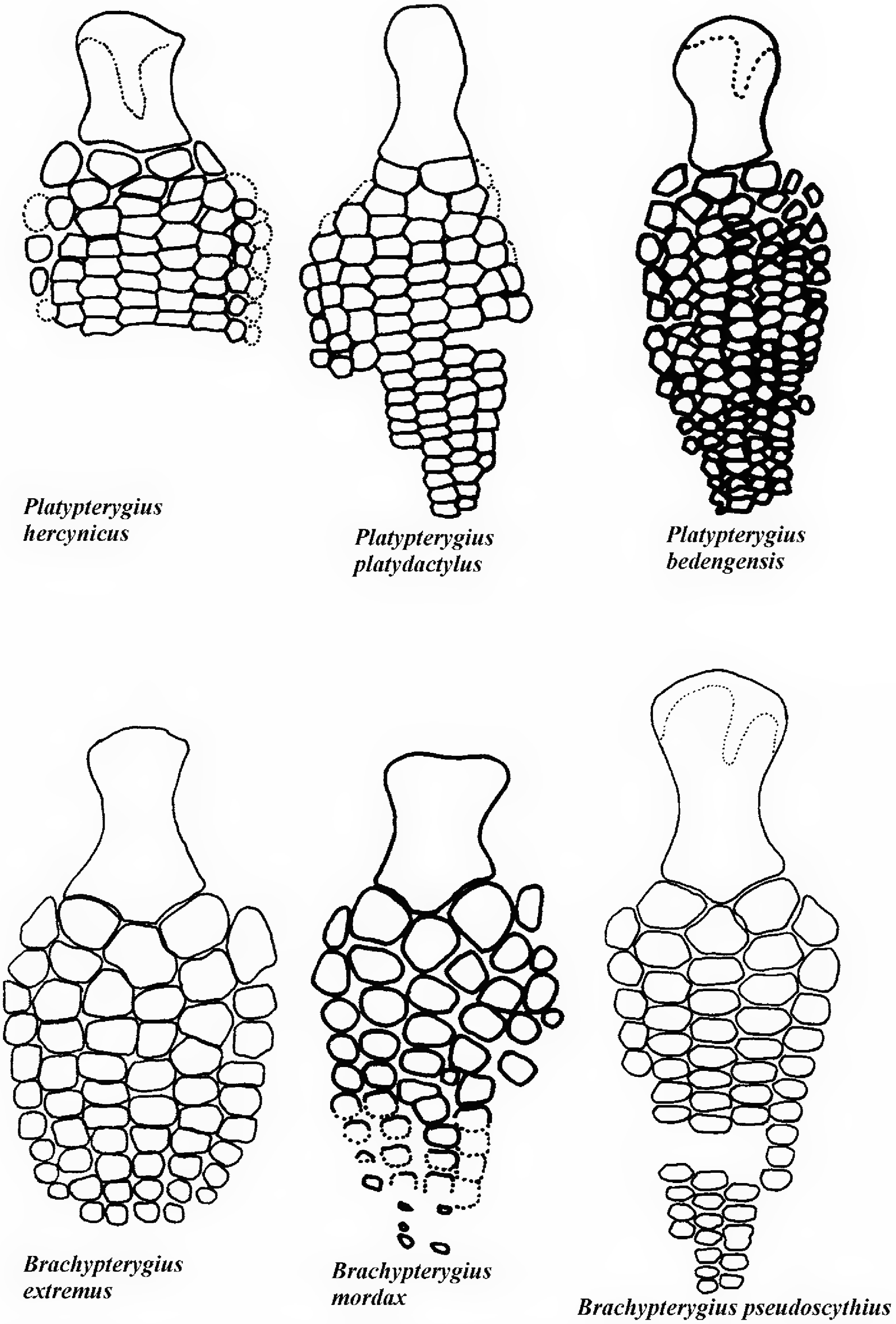

Caypullisaurus bonapartei
Ophthalmosaurus icenicus
Ophthalmosaurus saveljeviensis
Ophthalmosaurus yasykovi
Ophthalmosaurus gorodischensis
Ophthalmosaurus natans

Fig. 28. Middle to Upper Jurassic ichthyosaur forefins. *Caypullisaurus bonapartei* from Fernández 1997, *Ophthalmosaurus icenicus* from Kirton in McGowan 1997b, *Ophthalmosaurus saveljeviensis* from Arkhangelsky 1998a, *Ophthalmosaurus yasykovi* from Efimov 1999b, *Ophthalmosaurus gorodischensis* from Efimov 1999a, *Ophthalmosaurus natans* from Gilmore 1905.



Platypterygius hercynicus

Platypterygius platydactylus

Platypterygius bedengensis

Brachypterygius extremus

Brachypterygius mordax

Brachypterygius pseudoscythius

Fig. 29. Upper Jurassic to Cretaceous ichthyosaur forefins. *Platypterygius hercynicus* from KUHN 1946, *Platypterygius platydactylus* from BROILI 1907, *Platypterygius bedengensis* from EFIMOV 1997, *Brachypterygius extremus* from VON HUENE 1922, *Brachypterygius mordax* from MCGOWAN 1997b, *Brachypterygius pseudoscythius* from EFIMOV 1998.

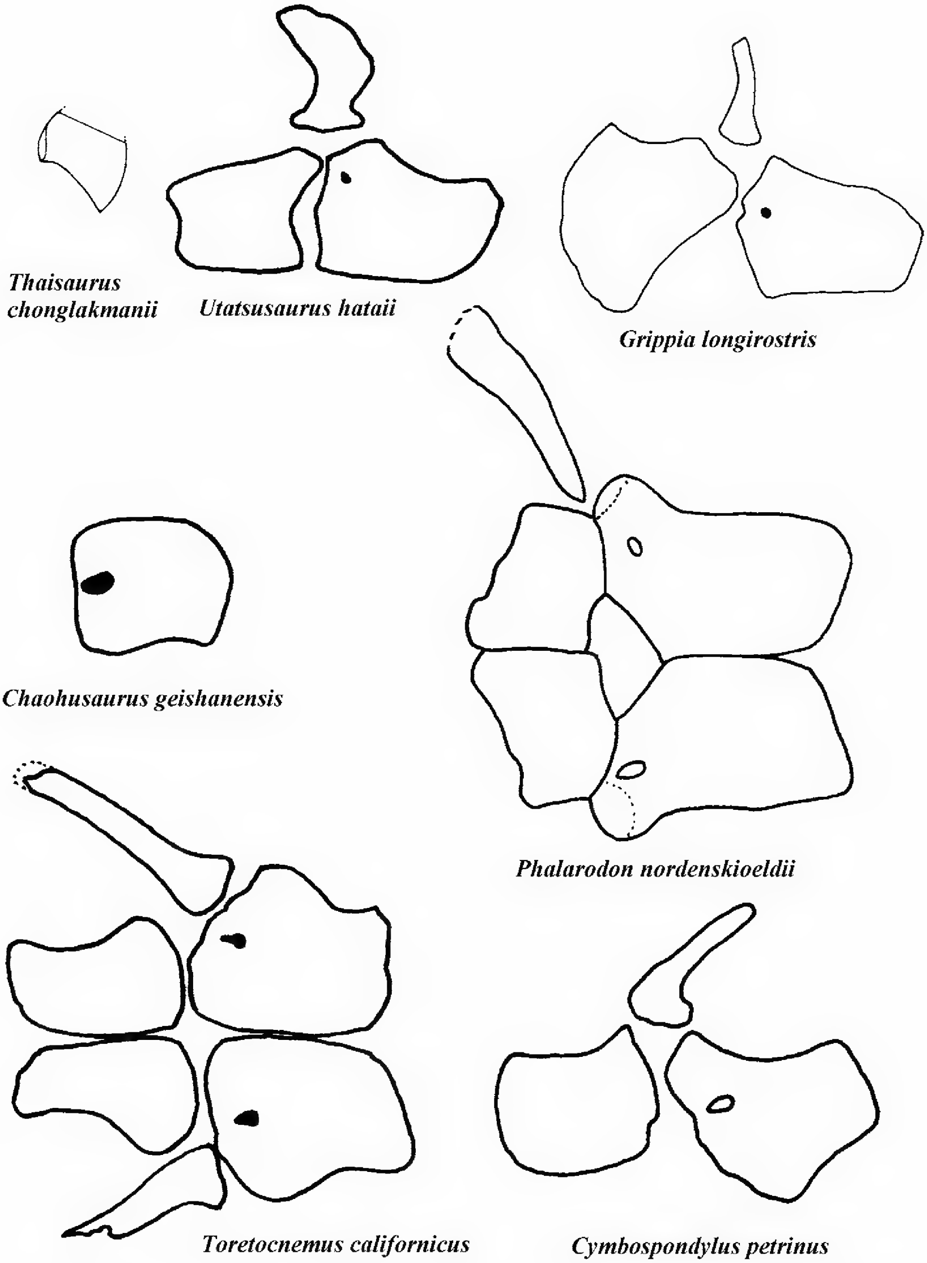

Thaisaurus chonglakmanii
Utatsusaurus hataii
Grippia longirostris
Chaohusaurus geishanensis
Phalarodon nordenskioeldii
Toretocnemus californicus
Cymbospondylus petrinus

Fig. 30. Lower to Middle Triassic ichthyosaur pelvic girdles. *Thaisaurus chonglakmanii*, ischium, from Mazin et al. 1991, *Utatsusaurus hataii* from Motani et al. 1998, *Grippia longirostris* modified from Wiman 1933, *Chaohusaurus geishanensis*, pubis, from Maisch in press b, *Phalarodon nordenskioeldii* from Wiman 1910, *Toretocnemus californicus* from Merriam 1908, *Cymbospondylus petrinus* from Merriam 1908.

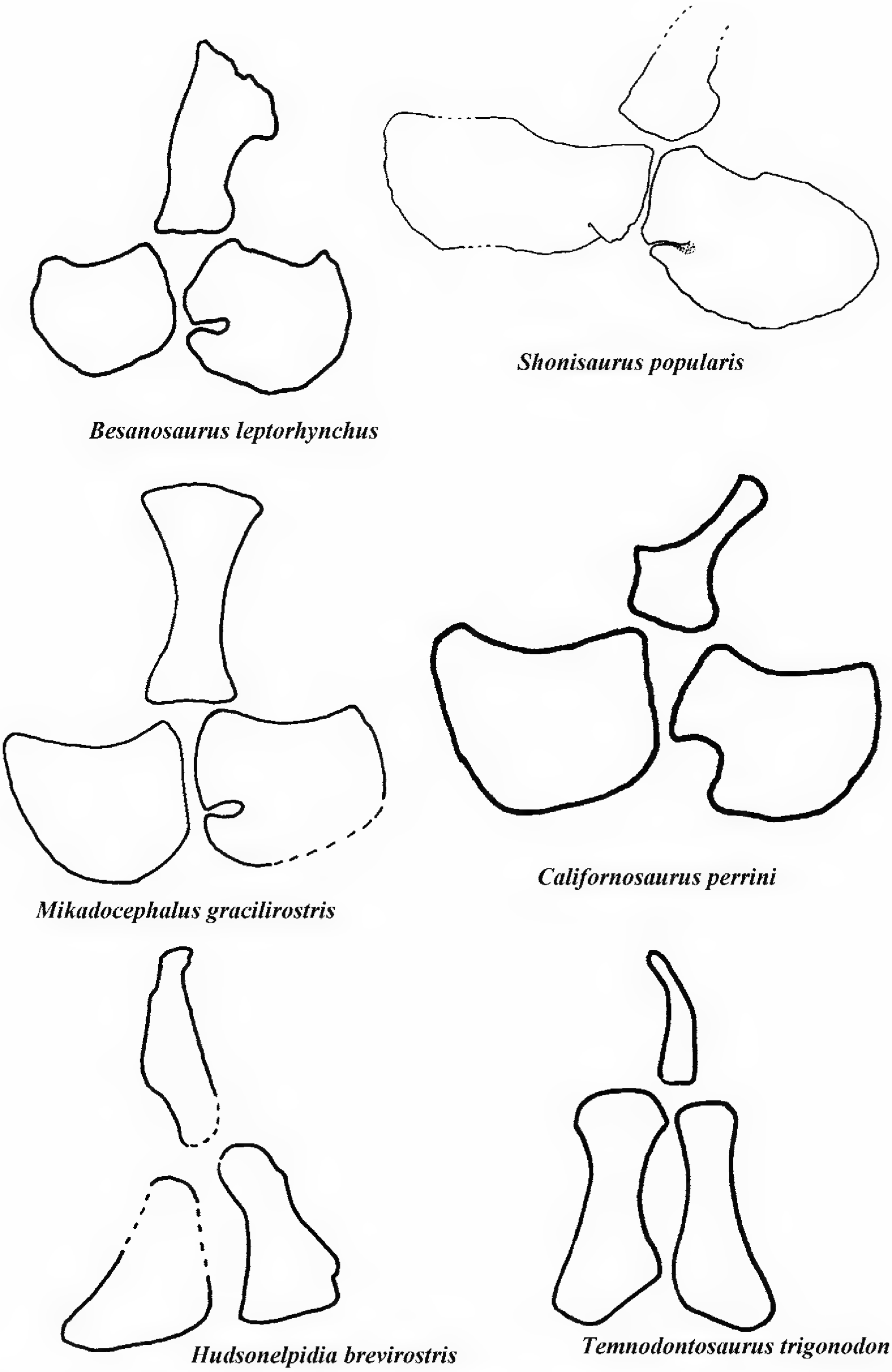

Shonisaurus popularis
Besanosaurus leptorhynchus
Mikadocephalus gracilirostris
Californosaurus perrini
Hudsonelpidia brevirostris
Temnodontosaurus trigonodon

Fig. 31. Middle Triassic to Lower Jurassic ichthyosaur pelvic girdles. *Besanosaurus leptorhynchus* from Dal Sasso & Pinna 1996, *Shonisaurus popularis* modified from Camp 1980, *Mikadocephalus gracilirostris*, pers. obs. (Zürich), *Californosaurus perrini* from Merriam 1908, *Hudsonelpidia brevirostris* modified from McGowan 1995, *Temnodontosaurus trigonodon* from von Huene 1922.

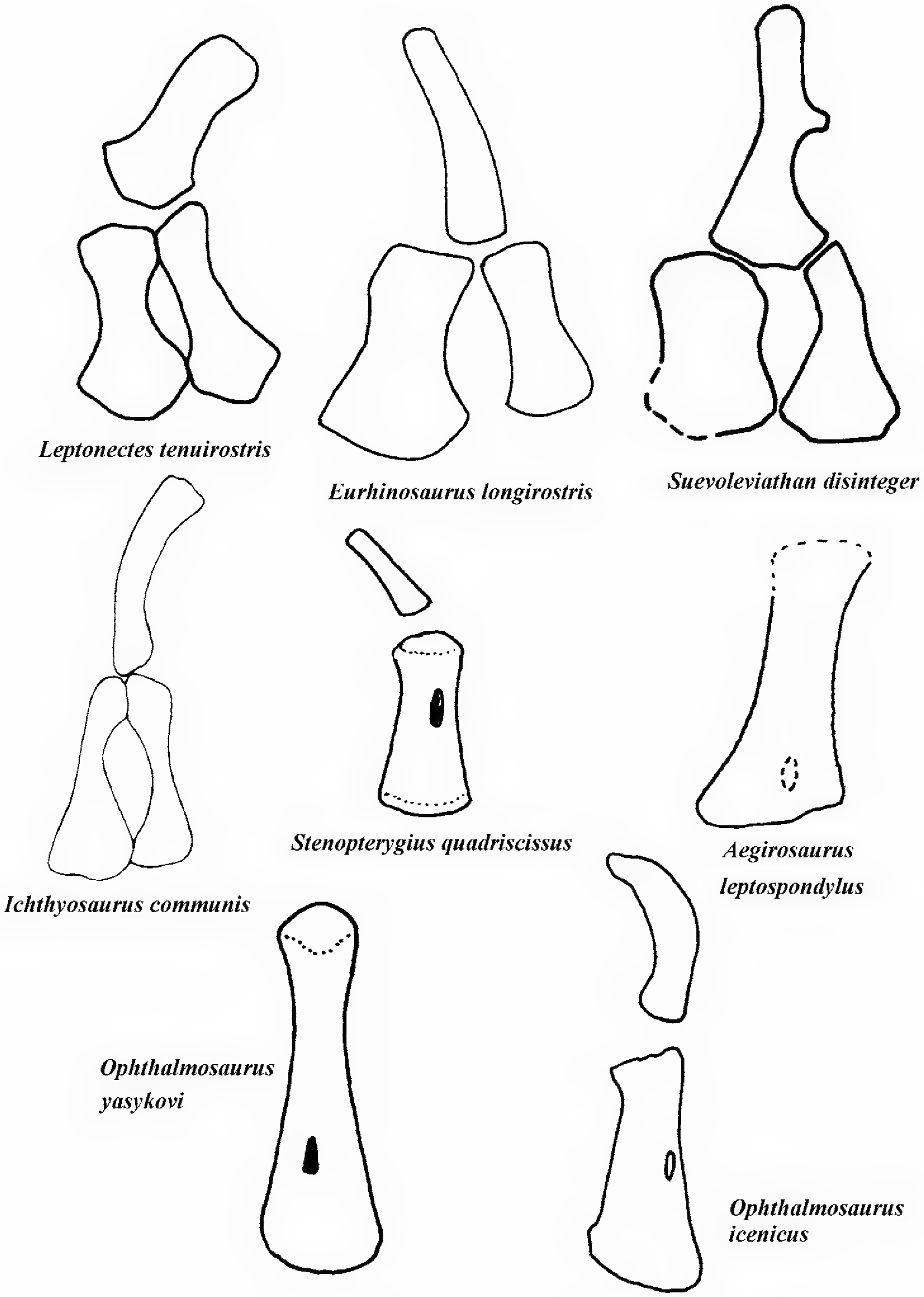

Leptonectes tenuirostris
Eurhinosaurus longirostris
Suevoleviathan disinteger
Ichthyosaurus communis
Stenopterygius quadriscissus
Aegirosaurus leptospondylus
Ophthalmosaurus yasykovi
Ophthalmosaurus icenicus

Fig. 32. Lower to Upper Jurassic ichthyosaur pelvic girdles. *Leptonectes tenuirostris* from Owen 1881, *Eurhinosaurus longirostris* pers. obs. (Tübingen), *Suevoleviathan disinteger* from Maisch 1998b, *Ichthyosaurus communis* from McGowan 1974b, *Stenopterygius quadriscissus* pers. obs. (Tübingen), *Aegirosaurus leptospondylus* pers. obs. (München), *Ophthalmosaurus yasykovi* from Efimov 1999b, *Ophthalmosaurus icenicus* from Andrews 1910.

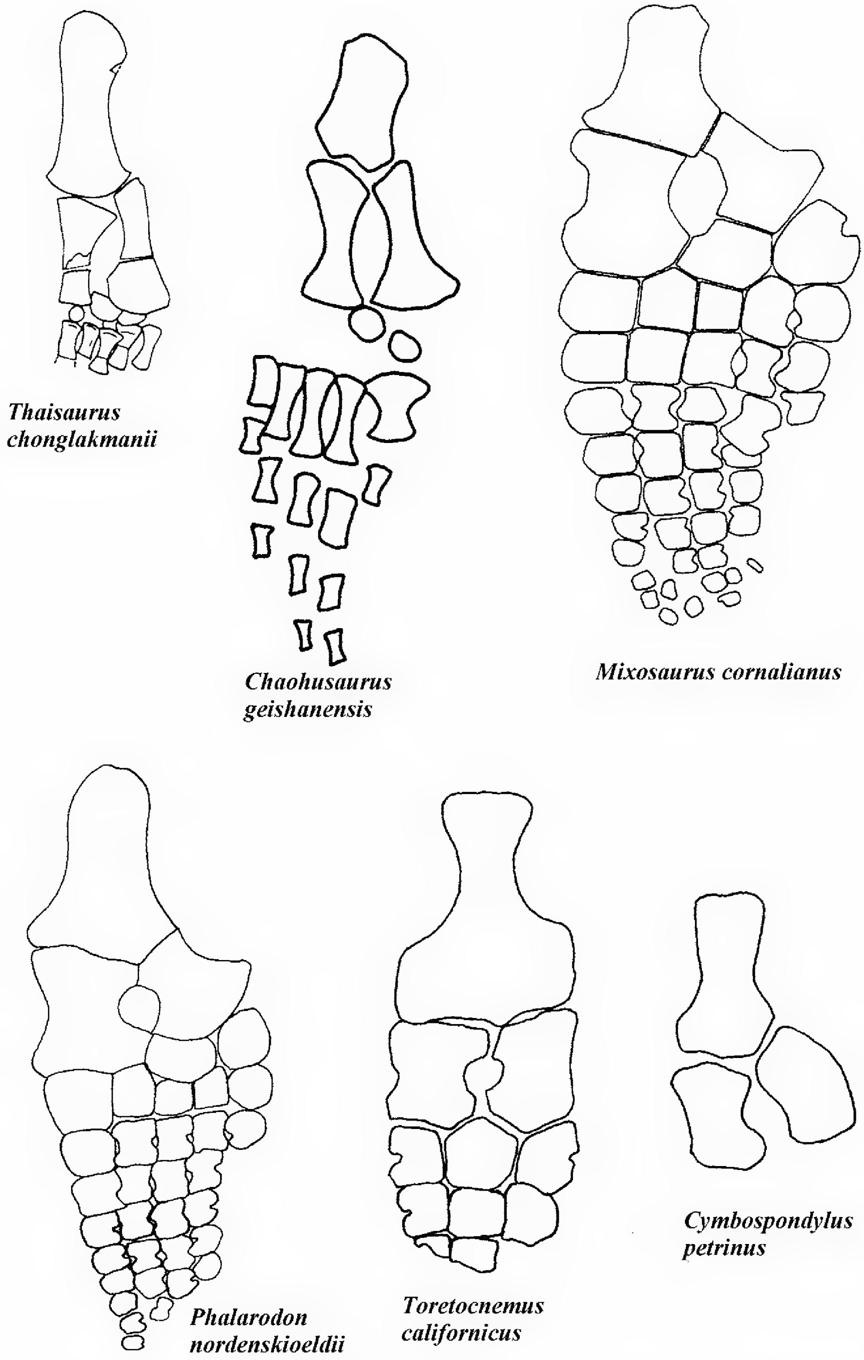

Thaisaurus chonglakmanii
Chaohusaurus geishanensis
Mixosaurus cornalianus
Phalarodon nordenskioeldii
Toretocnemus californicus
Cymbospondylus petrinus

Fig. 33. Lower to Middle Triassic ichthyosaur hindfins. *Thaisaurus chonglakmanii* from Mazin et al. 1991, *Chaohusaurus geishanensis* from Maisch in press b, *Mixosaurus cornalianus* from McGowan 1995, *Phalarodon nordenskioeldii* from Wiman 1910, *Toretocnemus californicus* from Merriam 1908, *Cymbospondylus petrinus* from Merriam 1908.

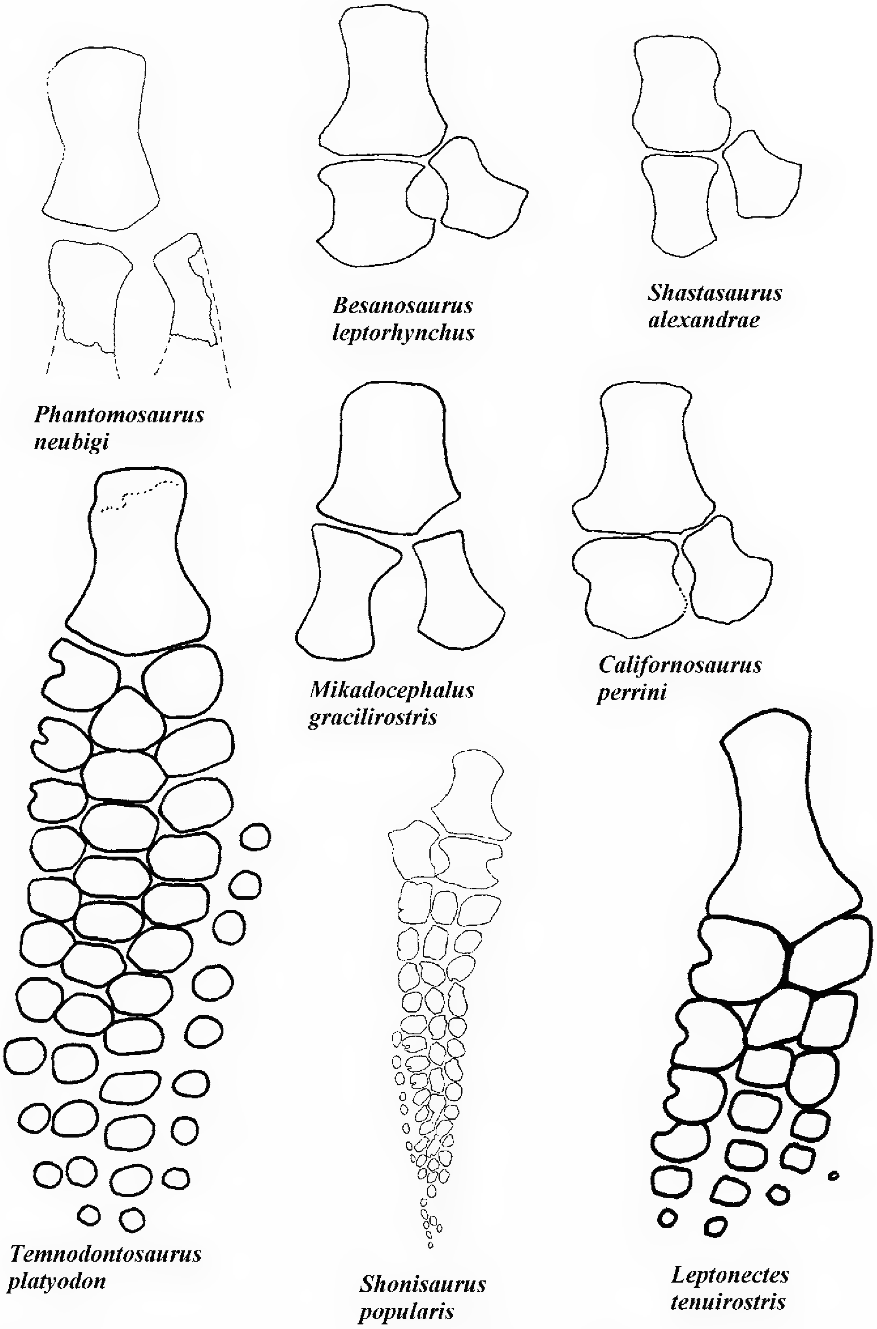

Phantomosaurus neubigi
Besanosaurus leptorhynchus
Shastasaurus alexandrae
Mikadocephalus gracilirostris
Californosaurus perrini
Temnodontosaurus platyodon
Shonisaurus popularis
Leptonectes tenuirostris

Fig. 34. Middle Triassic to Lower Jurassic ichthyosaur hindfins. *Phantomosaurus neubigi* pers. obs. (München), *Besanosaurus leptorhynchus* from Dal Sasso & Pinna 1996, *Shastasaurus alexandrae* from Merriam 1908, *Mikadocephalus gracilirostris* pers. obs. (Zürich), *Californosaurus perrini* from Merriam 1908, *Temnodontosaurus platyodon* from Hawkins 1840, *Shonisaurus popularis* from Camp 1980, *Leptonectes tenuirostris* from Owen 1881.

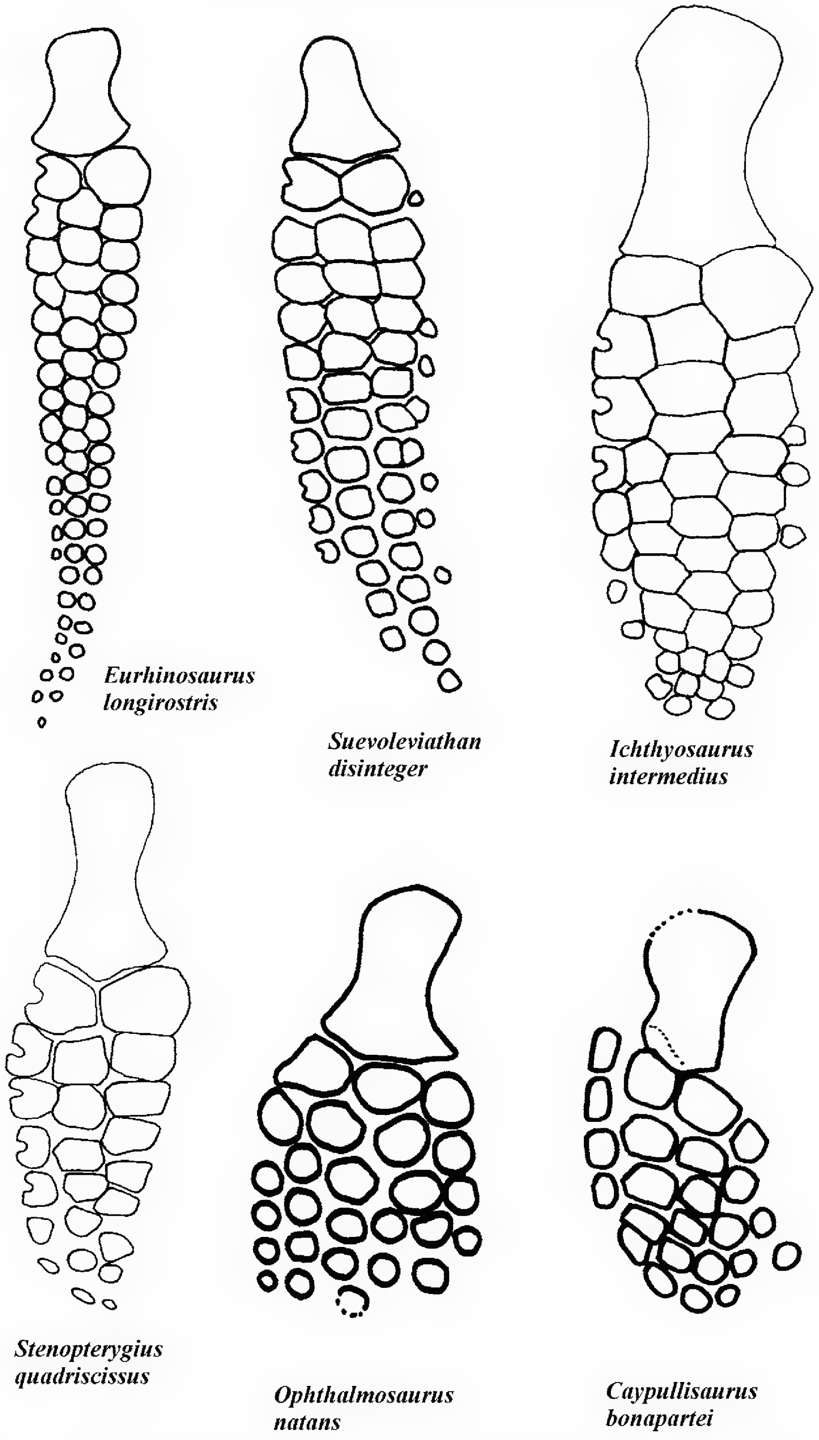

Eurhinosaurus longirostris
Suevoleviathan disinteger
Ichthyosaurus intermedius
Stenopterygius quadriscissus
Ophthalmosaurus natans
Caypullisaurus bonapartei

Fig. 35. Lower to Upper Jurassic ichthyosaur hindfins. *Eurhinosaurus longirostris* from von Huene 1922, *Suevoleviathan disinteger* from Maisch 1998b, *Ichthyosaurus intermedius* from von Huene 1922, *Stenopterygius quadriscissus* from von Huene 1922, *Ophthalmosaurus natans* from Gilmore 1905, *Caypullisaurus bonapartei* from Fernández 1997.

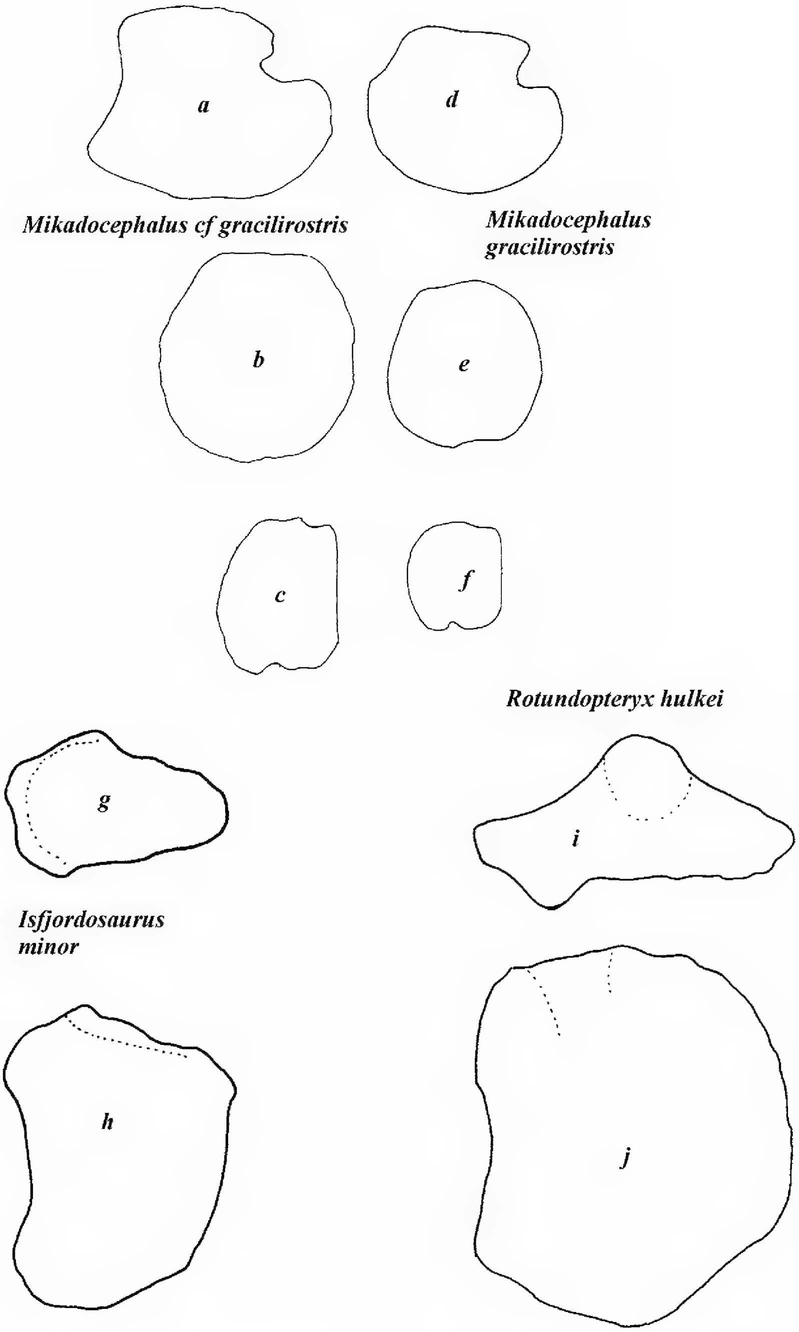

a
d
Mikadocephalus cf gracilirostris
Mikadocephalus gracilirostris
b
e
c
f
Rotundopteryx hulkei
g
i
Isfjordosaurus minor
h
j

Fig. 36. Comparison of *Mikadocephalus* cf. *gracilirostris* from Spitsbergen (a–c, after Wiman 1910) and *Mikadocephalus gracilirostris* from Monte San Giorgio (d–f, pers. obs. of Zurich specimen). Coracoid, humerus and radius, brought to the same scale. Humeri of *Isfjordosaurus minor* (g–h, after Wiman, 1910) and *Rotundopteryx hulkei* gen. nov. sp nov. (i–j, after Wiman 1910).

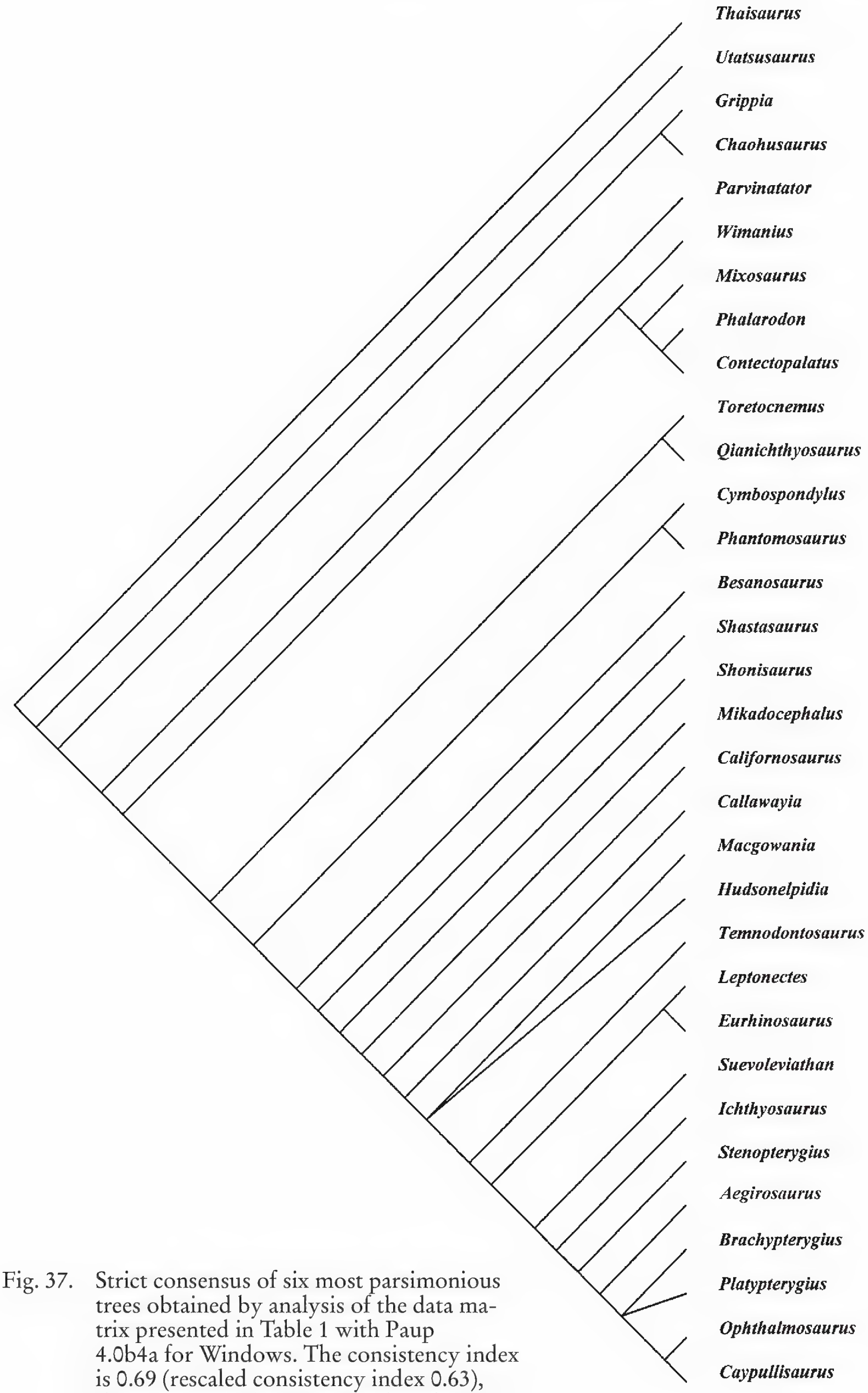

Thaisaurus
Utatsusaurus
Grippia
Chaohusaurus
Parvinatator
Wimanius
Mixosaurus
Phalarodon
Contectopalatus
Toretocnemus
Qianichthyosaurus
Cymbospondylus
Phantomosaurus
Besanosaurus
Shastasaurus
Shonisaurus
Mikadocephalus
Californosaurus
Callawayia
Macgowania
Hudsonelpidia
Temnodontosaurus
Leptonectes
Eurhinosaurus
Suevoleviathan
Ichthyosaurus
Stenopterygius
Aegirosaurus
Brachypterygius
Platypterygius
Ophthalmosaurus
Caypullisaurus

Fig. 37. Strict consensus of six most parsimonious trees obtained by analysis of the data matrix presented in Table 1 with Paup 4.0b4a for Windows. The consistency index is 0.69 (rescaled consistency index 0.63), the retention index 0.91. Tree length is 192 steps (33 taxa, 128 characters).

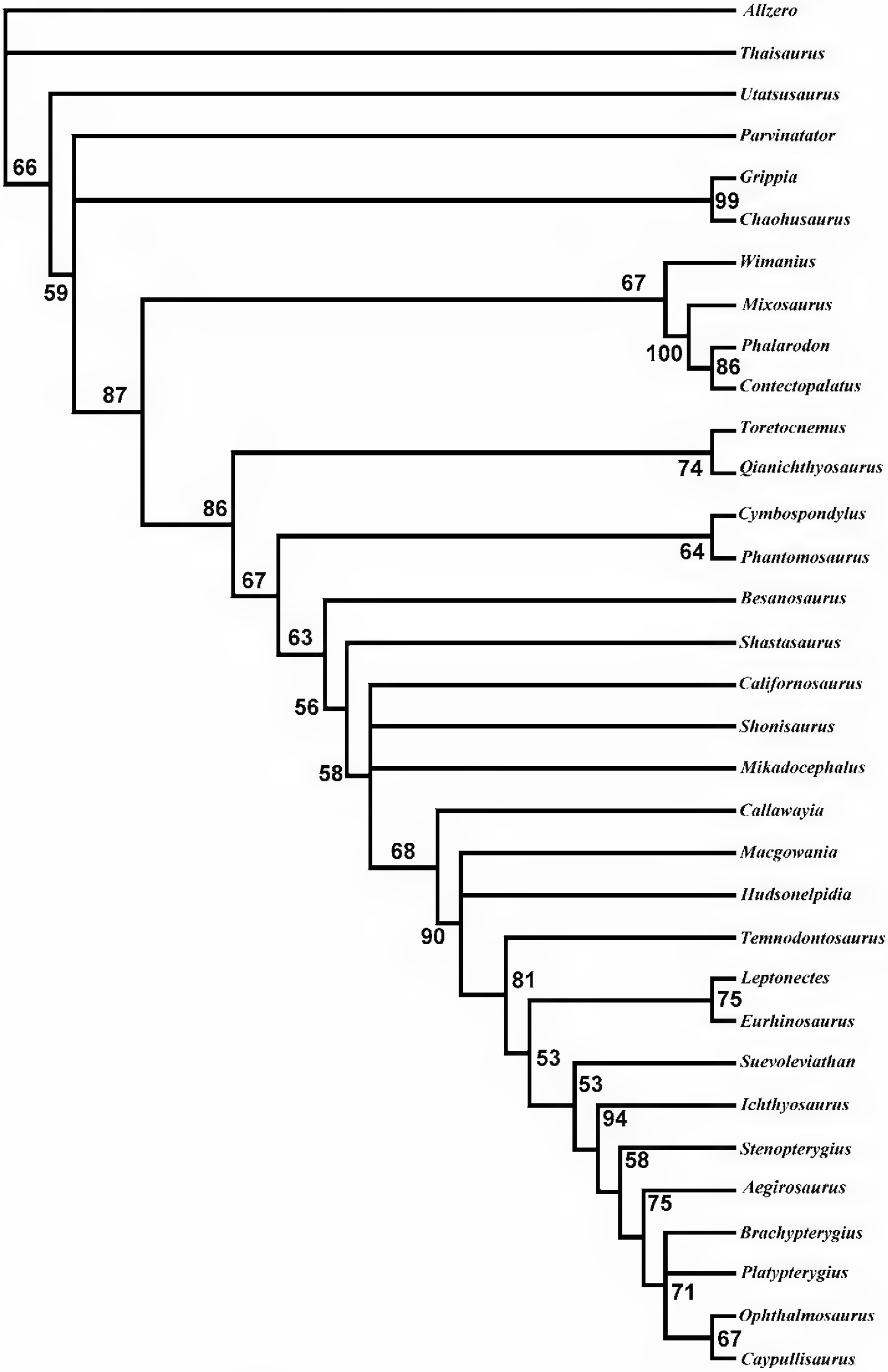
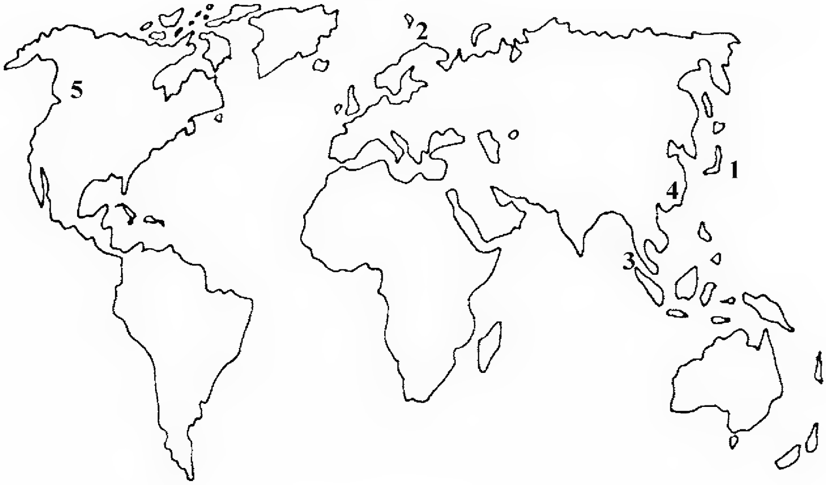

Allzero
Thaisaurus
Utatsusaurus
Parvinatator
Grippia
99
Chaohusaurus
66
59
Wimanius
67
Mixosaurus
Phalarodon
100
86
Contectopalatus
87
Toretocnemus
74
Qianichthyosaurus
86
Cymbospondylus
64
Phantomosaurus
67
Besanosaurus
63
Shastasaurus
56
Californosaurus
Shonisaurus
58
Mikadocephalus
Callawayia
68
Macgowania
Hudsonelpidia
90
Temnodontosaurus
81
Leptonectes
75
Eurhinosaurus
53
Suevoleviathan
53
Ichthyosaurus
94
Stenopterygius
58
Aegirosaurus
75
Brachypterygius
Platypterygius
71
Ophthalmosaurus
67
Caypullisaurus

Fig. 38. Bootstrap values for the clades resulting from the phylogenetic analysis.

Lower Triassic



Middle Triassic

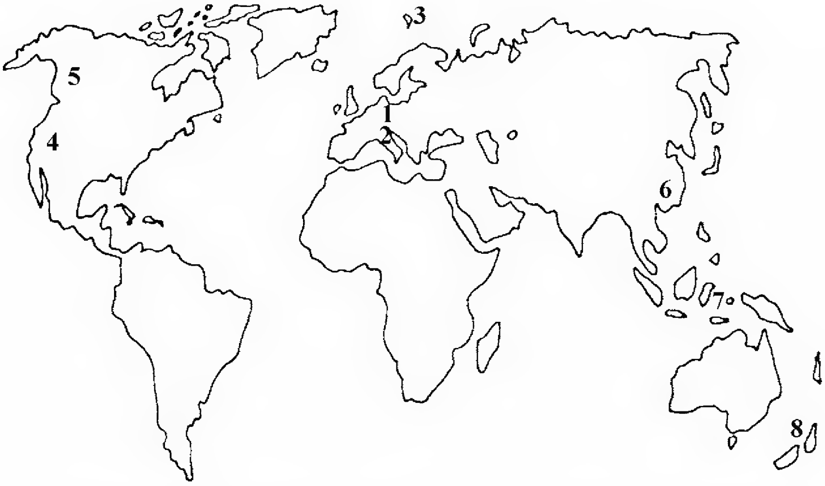
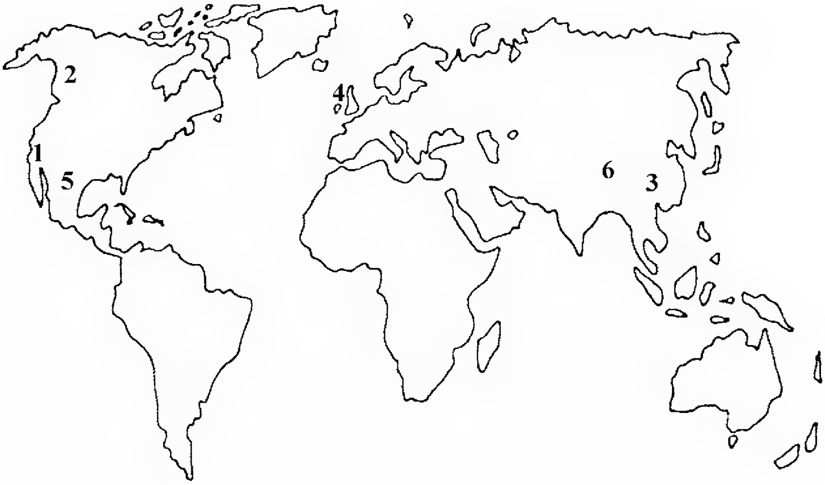


Fig. 39. Major Lower and Middle Triassic ichthyosaur localities. Map based on MAZIN & SANDER 1993.

Lower Triassic: 1. Japan, *Utatsusaurus*. 2. Spitsbergen, *Grippia*, *Rotundopteryx*, *Isfjordosaurus*. 3. Thailand, *Thaisaurus*. 4. Anhui, China, *Chaohusaurus*. 5. British Columbia, Canada, *Parvinatator*.

Middle Triassic: 1. Germany, *Contectopalatus*, *Phalarodon*, *Phantomosaurus*, *Cymbospondylus*. 2. Switzerland/Italy, *Mixosaurus*, *Phalarodon*, *Wimanius*, *Cymbospondylus*, *Mikadocephalus*, *Besanosaurus*. 3. Spitsbergen, *Mixosaurus*, *Phalarodon*, *Cymbospondylus*, *Mikadocephalus*. 4. Nevada, USA, *Phalarodon*, *Cymbospondylus*. 5. British Columbia, Canada, *Phalarodon*, Longipinnati indet. 6. China, Mixosauridae indet. 7. Timor, Mixosauridae indet., Cymbospondylidae indet. 8. New Zealand, Mixosauridae indet.

Upper Triassic



Lower Jurassic

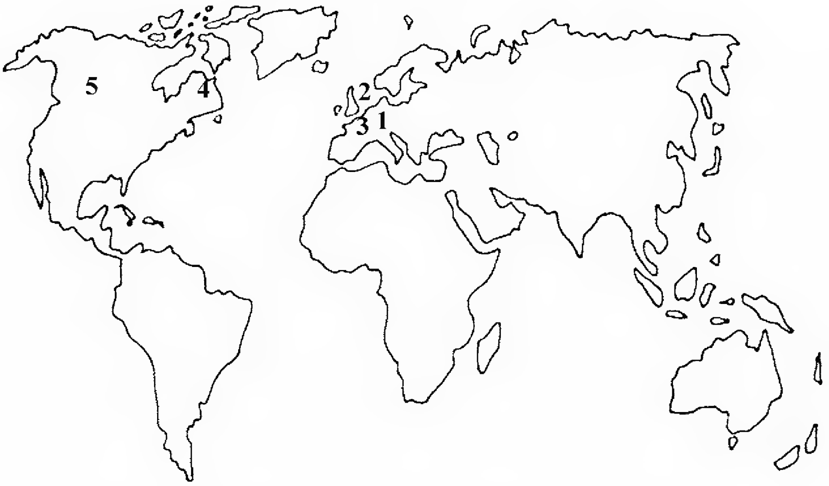
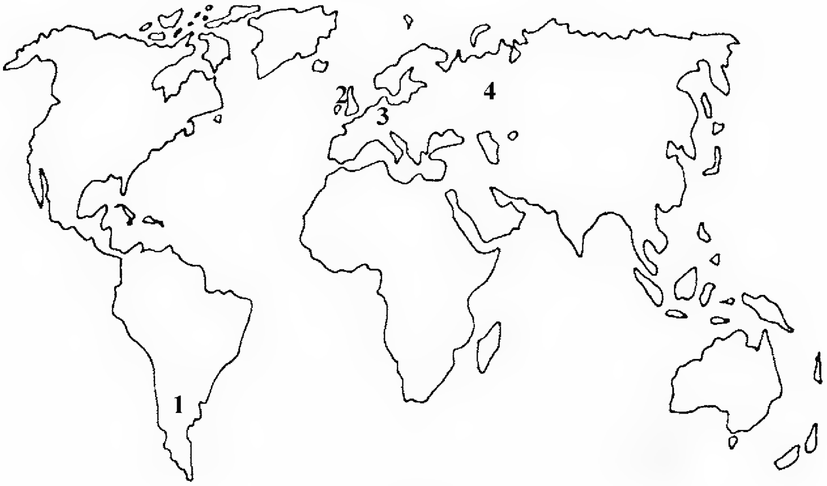


Fig. 40. Major Upper Triassic to Lower Jurassic ichthyosaur localities.

Upper Triassic: 1. California/Nevada, USA, *Shastasaurus*, *Californosaurus*, *Toretocnemus*, *Shonisaurus*. 2. British Columbia, Canada, *Hudsonelpidia*, *Macgowania*, *Callawayia*, Temnodontosauridae indet. 3. Guizhou, China, *Qianichthyosaurus*. 4. England, *Leptonectes*, *Ichthyosaurus*. 5. Mexico, *Shastasaurus*. 6. Tibet, Longipinnati indet.

Lower Jurassic: 1. Germany, *Stenopterygius*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Eurhinosaurus*, *Ichthyosaurus*, *Suevoleviathan*. 2. England, *Leptonectes*, *Ichthyosaurus*, *Eurhinosaurus*, *Temnodontosaurus*, *Stenopterygius*. 3. France/Belgium/Luxembourg, *Stenopterygius*, *Eurhinosaurus*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Ichthyosaurus*. 4. Prince Edwards Island, Canada, Neoichthyosauria indet. 5. Alberta, Canada, *Ichthyosaurus*.


Middle Jurassic

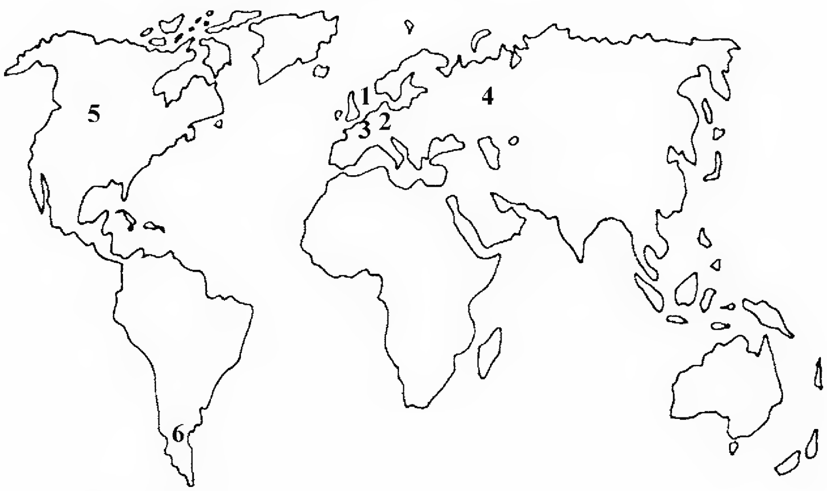

Upper Jurassic

Fig. 41. Major Middle to Upper Jurassic ichthyosaur localities.

Middle Jurassic: 1. Argentina, *Ophthalmosaurus*, *Chacaicosaurus*. 2. England, *Ophthalmosaurus*. 3. Germany, ?*Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus*. 4. Russia, *Ophthalmosaurus*.

Upper Jurassic: 1. England, *Ophthalmosaurus*, *Brachypterygius*, *Nannopterygius*. 2. Germany, *Aegirosaurus*, *Nannopterygius*. 3. France, *Ophthalmosaurus*. 4. Russia, *Ophthalmosaurus*, *Brachypterygius*. 5. Wyoming, *Ophthalmosaurus*. 6. Argentina, *Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus*, *Caypullisaurus*.

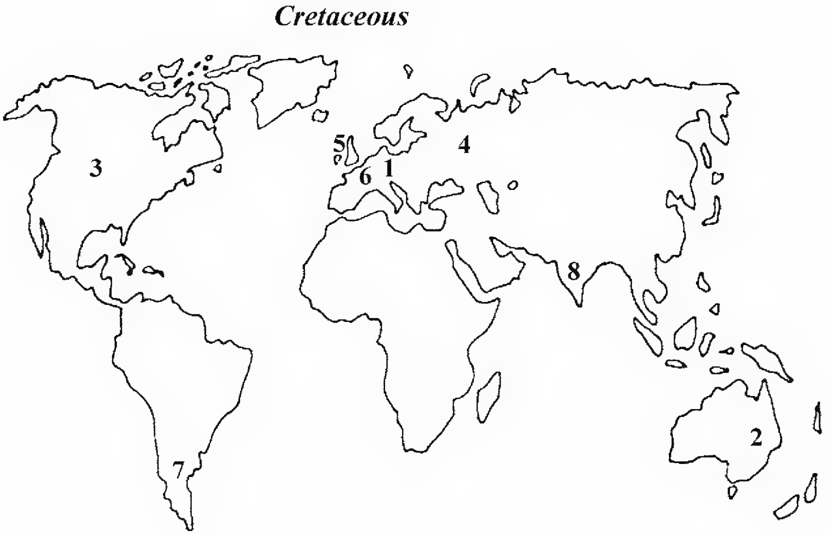


Fig. 42. Major Lower to Upper Cretaceous ichthyosaur localities.

1. Germany, *Platypterygius platydactylus*, *P. hercynicus*. 2. Queensland, Australia, *Platypterygius longmani*. 3. Wyoming, USA, *Platypterygius americanus*. 4. Russia, *Platypterygius bedengensis*, *P. birjukovi*, *P. bannovkensis*, *P. kiprijanoffi*. 5. England, *Platypterygius* sp. 6. France, *Platypterygius* sp. 7. Argentina, *Platypterygius hauthali*. 8. India, *Platypterygius* sp.

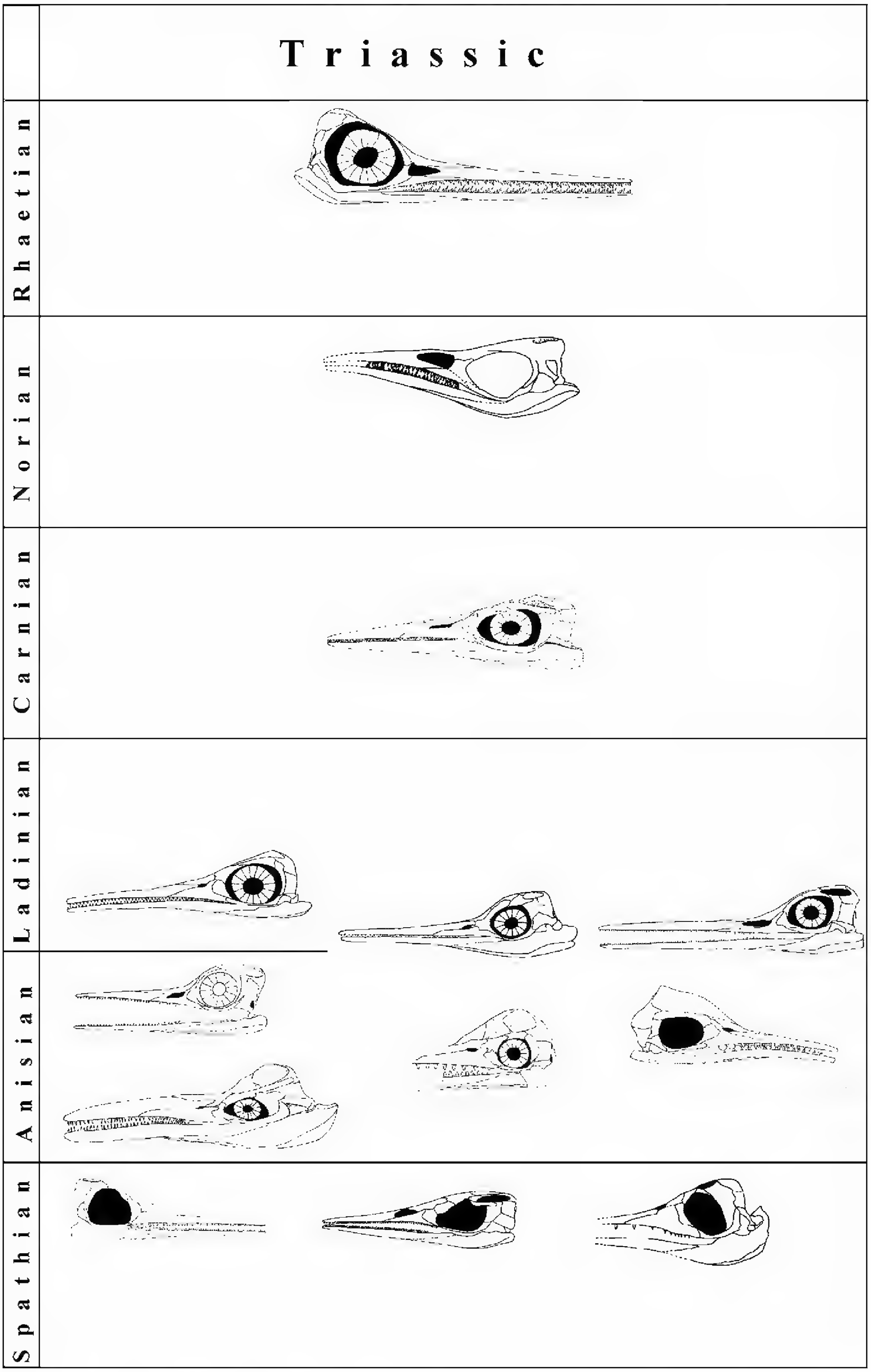

Triassic
Rhaetian
Norian
Carnian
Ladinian
Anisian
Spathian

Fig. 43. Distribution of major Triassic ichthyosaur taxa in time, illustrated by skulls of well-known species (see Figs. 1–5).

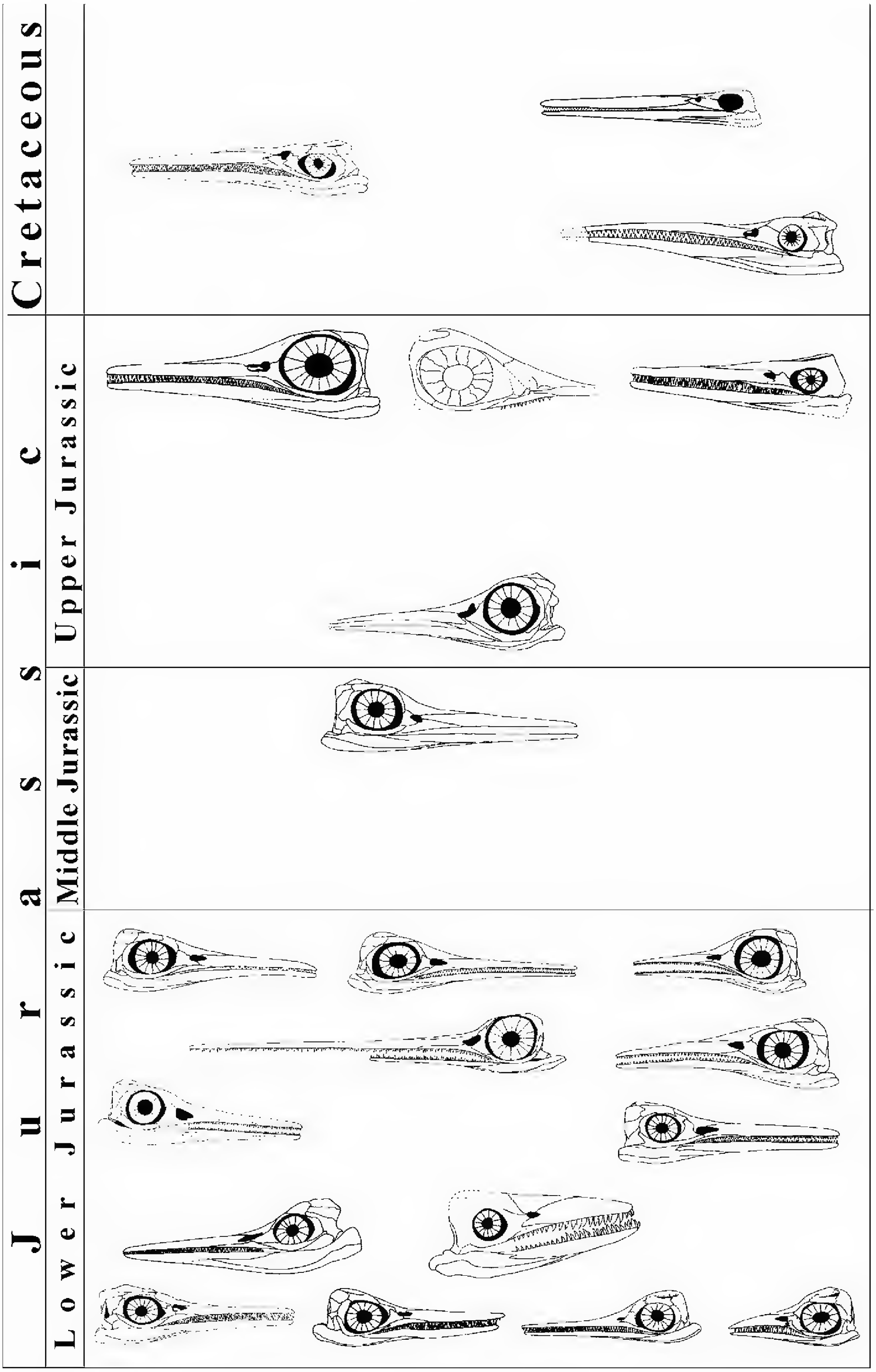

Cretaceous
Jurassic
Upper Jurassic
Middle Jurassic
Lower Jurassic

Fig. 44. Distribution of major Jurassic to Cretaceous ichthyosaur taxa in time, illustrated by skulls of well-known and important species (see Figs. 4–9).

Tab. 1. Data matrix for the phylogenetic analysis of the Ichthyosauria.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Allzero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thaisaurus	0	?	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	1	?	1	0	?	0	0
Utatsusaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grippia	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chaohusaurus	0	0	0	0	?	1	1	1	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0
Parvinatator	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	?	0	0	0	?	?	?	?	?	1	?	?	0	0
Wimanius	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	?	1	0	0	0	?	?	?	?	?	0	?	?	0
Mixosaurus	0	0	0	0	?	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Phalarodon	0	1	0	0	?	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	?	0	0	1	1	1	1	1
Contectopalatus	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Toretocnemus	?	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Qianichthyosaurus	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
Cymbospondylus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
Phantomosaurus	0	0	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
Besanosaurus	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	?	?	1	0	1	0	0
Shastasaurus	0	0	0	0	?	?	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
Shonisaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	1	1	0	0	1	?	1	0	1	0	1	?	0
Mikadocephalus	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Californosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Callawayia	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	?	1	?	1	1	1	0	1	1	0
Macgowania	?	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	0	1	?	0
Hudsonelpidia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?
Temnodontosaurus	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Leptonectes	1	0	1	0	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Eurhinosaurus	1	0	1	0	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Suevoleviathan	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Ichthyosaurus	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Stenopterygius	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Aegirosaurus	1	0	1	0	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	1	?	1	0	1	1	0
Brachypterygius	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	?	?	1	0	1	1	0
Platypterygius	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Ophthalmosaurus	1	0	0	1	?	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Caypullisaurus	?	0	0	1	?	0	?	?	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	1	?	1	0	1	1	0

Tab. 1. Data matrix for the phylogenetic analysis of the Ichthyosauria (continued).

	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Allzero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thaisaurus	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Utatsusaurus	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	?	0	0	0
Grippia	0	0	0	1	0	0	?	0	0	?	0	1	0	?	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	?
Chaohusaurus	?	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	0
Parvinatator	?	?	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?
Wimanius	?	?	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?
Mixosaurus	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Phalarodon	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	1	1	0	?	?	0	?	0	1	?	0	?	1	1	0
Contectopalatus	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?
Toretocnemus	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?
Qianichthyosaurus	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
Cymbospondylus	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	1	0	0	0	0
Phantomosaurus	?	?	0	0	?	?	?	1	?	0	?	1	?	?	0	0	1	0	0	?	1	?	?	?	?
Besanosaurus	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0
Shastasaurus	0	0	0	?	?	0	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	?	0	0	?	0	0	?	0	0
Shonisaurus	?	1	0	?	?	?	?	1	?	?	1	?	0	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	1	0
Mikadocephalus	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0
Californosaurus	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
Callawayia	0	1	0	?	?	0	?	1	1	1	1	1	0	?	0	1	1	1	0	?	1	1	1	1	0
Macgowania	?	?	0	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
Hudsonelpidia	?	1	0	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?
Temnodontosaurus	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	?	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
Leptonectes	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	0	0	1	?	1	0	?	1	1	1	1	1
Eurhinosaurus	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	?	0	1	2	1	0	?	1	1	1	1	1
Suevoleviathan	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	?	0	1	2	1	0	?	1	1	1	1	1
Ichthyosaurus	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
Stenopterygius	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
Aegirosaurus	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?
Brachypterygius	1	1	0	1	1	?	?	1	1	?	?	?	?	0	1	1	2	?	0	?	1	1	?	1	1
Platypterygius	1	1	0	1	?	1	?	1	1	1	1	1	?	0	1	1	2	1	0	?	1	1	1	1	1
Ophthalmosaurus	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
Caypullisaurus	1	1	0	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	1

Tab. 1. Data matrix for the phylogenetic analysis of the Ichthyosauria (continued).

	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Allzero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thaisaurus	?	?	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Utatsusaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grippia	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0
Chaohusaurus	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	0
Parvinatator	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Wimanius	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mixosaurus	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Phalarodon	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Contectopalatus	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
Toretocnemus	?	?	1	?	?	1	0	1	1	?	0	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1	1	1
Qianichthyosaurus	?	0	1	?	0	1	?	?	1	?	?	0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	1
Cymbospondylus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	1
Phantomosaurus	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Besanosaurus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	0	1	1
Shastasaurus	0	1	0	1	?	1	1	1	1	?	1	0	0	?	?	?	?	1	1	1	0	1	0	1	1
Shonisaurus	0	0	0	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	0	0	1
Mikadocephalus	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	0	1	1
Californosaurus	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	?	0	0	?	1	1	1	0	1	0	1	1
Callawayia	?	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	0	?	?	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Macgowania	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	?	1	1
Hudsonelpidia	?	0	?	?	0	1	?	?	1	?	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
Temnodontosaurus	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptonectes	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Eurhinosaurus	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Suevoleviathan	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Ichthyosaurus	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Stenopterygius	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Aegirosaurus	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	?	1	1	?	?	?	?	1	1	1
Brachypterygius	?	0	1	1	0	1	1	?	1	?	?	0	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1
Platypterygius	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Ophthalmosaurus	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	?	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Caypullisaurus	1	0	1	1	0	1	1	1	1	?	?	0	1	?	?	?	2	1	1	1	1	1	?	?	1

Tab. 1. Data matrix for the phylogenetic analysis of the Ichthyosauria (continued).

	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
Allzero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thaisaurus	0	1	?	1	0	?	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Utatsusaurus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grippia	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Chaohusaurus	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0
Parvinatator	?	?	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Wimanius	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mixosaurus	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
Phalarodon	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
Contectopalatus	1	0	0	0	1	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Toretocnemus	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Qianichthyosaurus	1	0	?	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	?	0	?	1	1	1	1	1
Cymbospondylus	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	0	?	1	0	?	?	1	1	?	?
Phantomosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
Besanosaurus	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	?	0	?	?	1	1	?	?
Shastasaurus	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	?	?	0	?	?	1	1	?	?
Shonisaurus	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	1	?	0	0	1	1	1	?	?
Mikadocephalus	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	?	0	?	?	1	1	?	?
Californosaurus	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	?	1	0	?	?	1	1	?	?
Callawayia	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	?	0	0	1	1	1	1	1
Macgowania	2	1	?	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Hudsonelpidia	2	1	?	1	1	?	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Temnodontosaurus	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Leptonectes	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Eurhinosaurus	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Suevoleviathan	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Ichthyosaurus	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Stenopterygius	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Aegirosaurus	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	0	0	1	1	1	1	1
Brachypterygius	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Platypterygius	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Ophthalmosaurus	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Caypullisaurus	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

Tab. 1. Data matrix for the phylogenetic analysis of the Ichthyosauria (continued).

	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128
Allzero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thaisaurus	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	?	?	0	0
Utatsusaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Grippia	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Chaohusaurus	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Parvinatator	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	?	1	1
Wimanius	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	?	?	?	?
Mixosaurus	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Phalarodon	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Contectopalatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Toretocnemus	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	?	?
Qianichthyosaurus	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	?	1	1	1	?	?
Cymbospondylus	1	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Phantomosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	0	?	?	?	1	1	?	?	?	1	1	1
Besanosaurus	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1
Shastasaurus	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Shonisaurus	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	?	0	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1
Mikadocephalus	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Californosaurus	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	?	1	?	?	?	1	1	?	?
Callawayia	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	0	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Macgowania	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	1	?	1	1
Hudsonelpidia	1	1	0	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	?	1	?	1	1	1	?	1
Temnodontosaurus	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptonectes	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Eurhinosaurus	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Suevoleviathan	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ichthyosaurus	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Stenopterygius	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Aegirosaurus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	1	1
Brachypterygius	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	1	1
Platypterygius	1	1	1	1	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	1	?	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1
Ophthalmosaurus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Caypullisaurus	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	?	?	0	1	1	?	1	1	?	1	1	1	1	1

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 299	9 pp., 7 figs.	Stuttgart, 29. 12. 2000

A new fossil damselfly species (Insecta: Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae: Ischnurinae) from Dominican Amber

By Günter Bechly, Stuttgart

With 7 Figures

Summary

The new damselfly species *Ischnura velteni* n. sp. (Coenagrionidae: Ischnurinae) is described from Dominican amber. It is the first fossil record of the coenagrionid genus *Ischnura* and one of the smallest known fossil odonates.

Zusammenfassung

Die neue Kleinlibellenart *Ischnura velteni* n. sp. (Coenagrionidae: Ischnurinae) wird aus dem Dominikanischen Bernstein beschrieben. Es handelt sich um den ersten Fossilnachweis der Coenagrionidengattung *Ischnura* und um eine der kleinsten bekannten fossilen Libellen.

1. Introduction

Schlee & Glöckner (1978: 26) and Baroni Urbani & Saunders (1983: 216) were the first who reported the presence of damselflies (Coenagrionoidea) in Dominican amber (Spahr, 1992: 12). Poinar (1992: 99, 287) still wrote that "undescribed Odonata also have been identified in Dominican amber … and figured in Schlee (1990: 82, figs 60–61)". Orr (1993) and Donnelly (1993) reported about two further fossil odonates from this locality. Grimaldi (1996: 78) figured a very nice damselfly in Dominican amber from a private collection. Even though about 18 fossil odonates are meanwhile known from Dominican amber according to Bechly (1996a, 1998), only one species, *Diceratobasis worki* (Coenagrionidae), has yet been described by Poinar (1996), which was also mentioned by Poinar (1999: 34, 87, 91). Finally, an isolated wing of an aeshnid dragonfly which is exhibited at the Amber World Museum in Santo Domingo was recently figured by Caridad (1998: 86–87).

In this work I describe a new coenagrionid damselfly species from Dominican amber which represents the first fossil record of the widespread genus *Ischnura* and one the smallest known fossil odonates.

2. Material and methods

The drawings were made with a camera lucida and a Wild M5 binocular microscope, while the photo was made with a Canon SLR camera on a phototube for the same microscope. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended by NEL et al. (1993) and BECHLY (1996b), and the phylogenetic classification is based on BECHLY (1996b, 2000). The systematic analysis is based on the principles of consequent Phylogenetic Systematics (sensu HENNIG, 1966, 1969, and WÄGELE, 2000)

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNEAUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793
Suborder Zygoptera SELYS, 1854
Superfamily Coenagrionoidea KIRBY, 1890
Family Coenagrionidae KIRBY, 1890
Subfamily Ischnurinae[1] FRASER, 1957

Genus *Ischnura* CHARPENTIER, 1840

Ischnura velteni n. sp.

Figs 1–7

Holotype: Female specimen SMNS no. Do-5687 (old no. 4) in collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde, Stuttgart, Germany. This specimen was kindly donated to this museum by Mr JÜRGEN VELTEN (Idstein).

Type locality: Dominican Republic. Unfortunately the mine from which this piece originated is not known.

Geological age: Tertiary, Eocene to Miocene (SCHLEE, 1990; POINAR, 1996) but precise age is unknown, Dominican amber.

Derivation of name: Named in honour of Mr JÜRGEN VELTEN (Idstein), the collector of the type specimen.

Diagnosis. – This new *Ischnura* species is characterized by the following combination of characters: Tiny size (female hindwing length only 11.5 mm); narrowed area between the bases of IR2 and RP3/4 in the hindwing (as e.g. in *I. capreola* and *I. hastata*); arculus aligned with Ax2 (contrary to *I. capreola*); anal vein separating from hind margin distinctly basal of CuP-crossing; pronotum is saddle-shaped with the posterior part being strongly bulged, while the anterior part is distinctly dorsally projecting; mesepisternum and dorsal half of the metepisternum dark-coloured.

---

[1] The subfamily name Ischnurinae FRASER, 1957 is a junior homonym of the scorpion family Ischnuridae SIMON, 1879. Therefore, a conservation of Ischnurainae as the correct spelling of Ischnurinae has been proposed as case 3120 to the ICZN by FET & BECHLY, 2000. Since this case is not yet decided, I here retained the original spelling.

Description. – A tiny female damselfly preserved in a small piece of clear Dominican amber (13 mm x 20 mm). The distal parts of the wings and the apex of the abdomen are missing.

Body: The head is max. 2.9 mm wide and 1.5 mm long; the compound eyes are widely separated, and the median lobe of the labium is broadly fissured; the dorsum of the head is totally dark without visible postocular spots, but this might be due to an artifact of preservation; the 3 ocelli are visible and look like those of all Coenagrionidae. The pronotum is saddle-shaped with the posterior part being strongly bulged, while the anterior part is distinctly dorsally projecting. The pterothorax is 3.2 mm long and max. 1.5 mm high, thus rather slender; the mesepisternum and the dorsal half of the metepisternum are dark-coloured, without obvious bright spots. The legs are relatively short (lengths of segments: profemur 1.3 mm and protibia 1.5 mm; mesofemur 1.5 mm and mesotibia 1.8 mm; metafemur 1.9 mm and metatibia 2.1 mm) with few and short spines. The tarsal claws have an apical tooth. Lengths of abdominal segment I 0.6 mm and of segment II 1.3 mm (segment III-V are incompletely preserved and the rest of the abdomen is missing). The dorsum of the first abdominal segment is dark-coloured. There is no secondary copulatory apparatus on the second and third abdominal segment, thus it is a female specimen.

Forewing: Only the bases of the forewings are preserved. Distance from base to arculus 2.4 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and bracket-like; Ax2 is aligned with arculus and 0.8 mm distal of Ax1; no secondary antenodal crossveins; no antesubnodal crossveins; arculus kinked ("broken"); origins of RP and MA (sectors of arculus) distinctly separated at arculus; discoidal cell basally closed and with acute distal angle (length of basal side 0.21 mm; length of ventral side 0.57 mm; length of the very short dorsal side 0.15 mm; length of distal side MAb 0.43 mm); MAb aligned with subdiscoidal veinlet; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing, 1.9 mm distal of wing base); anal vein separates from wing margin 0.5 mm basal of CuP-crossing; wing base very narrow, and distinctly petiolated (length of petiole 1.4 mm).

Hindwing: Only the base of the right hindwing is preserved, while the left hindwing is preserved for half of its length. Estimated total length, 11.5 mm (based on a comparison of the corresponding wing portion with the tiny extant species *Ischnura capreola* which has the nodus at 39 % of the hindwing length); width at wing base 0.4 mm; width at nodus 1.8 mm; distance from base to nodus 4.5 mm; distance from base to arculus 2.5 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and bracket-like; Ax2 is aligned with arculus and 0.9 mm distal of Ax1; no secondary antenodal crossveins; no antesubnodal crossveins; arculus kinked ("broken"); origins of RP and MA (sectors of arculus) distinctly separated at arculus; postnodal crossveins aligned with the postsubnodal crossveins and the rows of crossveins below; discoidal cell basally closed and with acute distal angle (length of basal side 0.16 mm; length of ventral side 0.75 mm; length of dorsal side 0.39 mm; length of distal side MAb 0.36 mm); the discoidal cell is more elongate than in the forewing; MAb aligned with subdiscoidal veinlet; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing, 2.0 mm distal of wing base); anal vein separates from wing margin 0.4 mm basal of CuP-crossing; wing base very narrow, and distinctly petiolated (length of petiole 1.5 mm); cubito-anal area with only one row of cells; CuA basally straight but distally zigzagged; MP

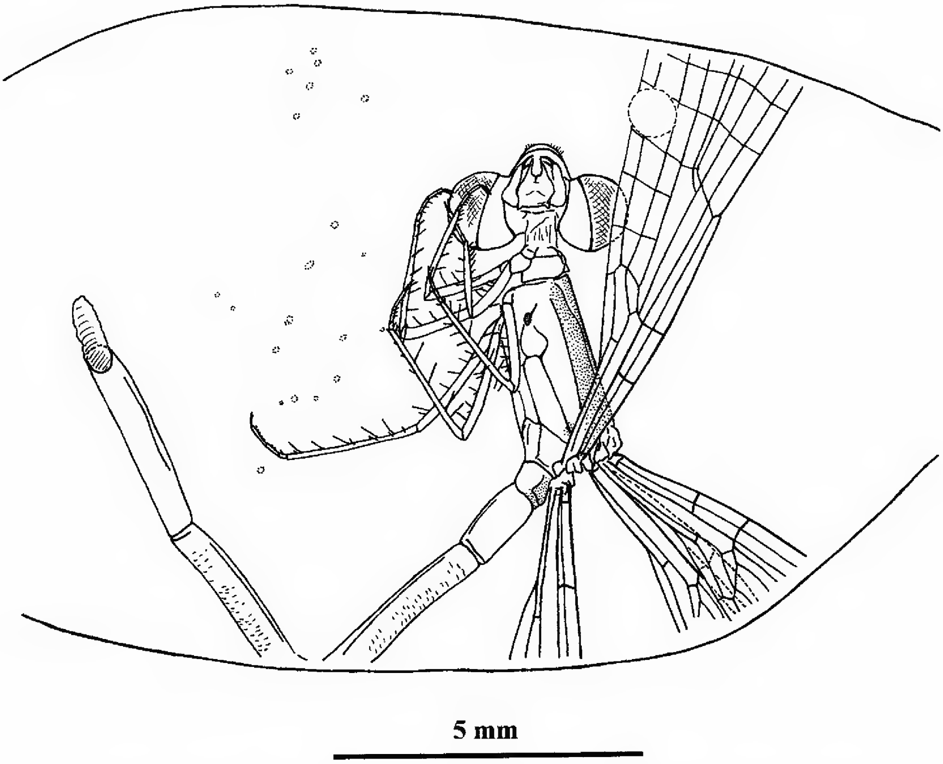


Fig. 1. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687 (see also Fig. 6). Scale 5 mm.

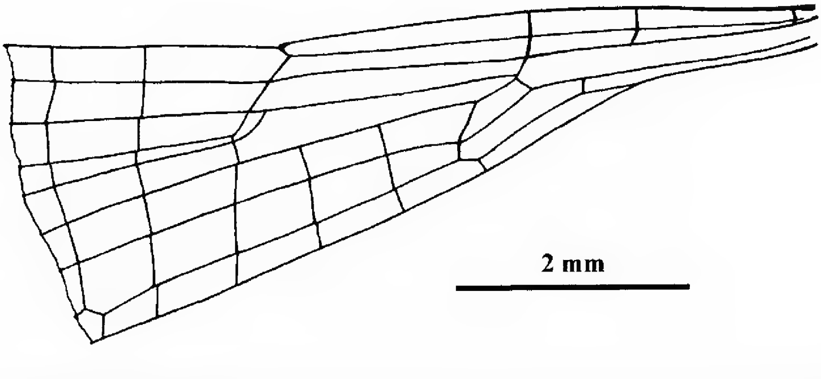


Fig. 2. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687, left forewing (in ventral aspect). Scale 2 mm.

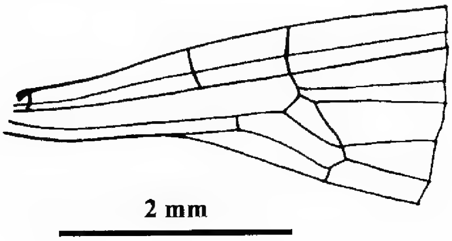


Fig. 3. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687, left hindwing. Scale 2 mm.

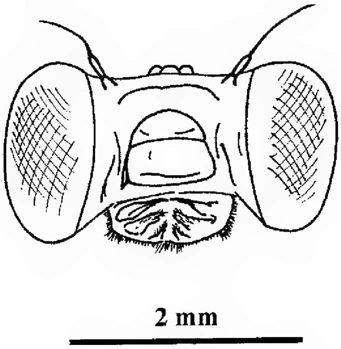


Fig. 4. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687, head (frontal aspect). Scale 2 mm.

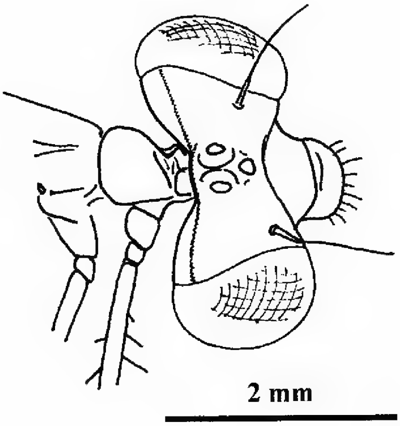


Fig. 5. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687, head (dorsal aspect) and prothorax (lateral aspect) (see also Fig. 7). Scale 2 mm.

is not bent directly distal of the discoidal cell; postdiscoidal area narrow with only one row of cells; MA basally straight; RP3/4 and MA with only one row of cells between them; first branching of RP only 0.15 mm basal of subnodus; base of IR2 aligned with subnodus; area between the bases of IR2 and RP3/4 consequently very narrow; nodal crossvein and subnodus are oblique; the area of the potential lestine oblique vein 'O' between RP2 and IR2 is not preserved, but probably there was none as in all other Coenagrionoidea. Unfortunately, the distal half of the wing with the pterostigma is not preserved.

Systematic position. – This new species can be attributed to Euzygoptera BECHLY, 1996 because of the following synapomorphies: Only one row of cells between CuA and the hind margin of wings in the groundplan; only the two primary antenodal brackets Ax1 and Ax2 are retained in the antenodal space; antesubnodal space without any crossveins; no antefurcal crossveins present in the space between RP and MA from arculus to midfork.

It shares with Coenagrionomorpha BECHLY, 1996 the following synapomorphies: Postnodal and postsubnodal crossveins aligned; lestine oblique vein secondarily absent; basal closure of discoidal cell in forewings.

It shares with Coenagrioniformia BECHLY, 1996 the following synapomorphies: Subnodus aligned with the base of IR2 that is at least somewhat strengthened and dorsally united with the subnodus by a common sclerotisation (interradial bracket); hexagonal and pentagonal cells secondarily absent; postnodal crossveins aligned with the rows of crossveins below, formation of several pseudo-transverse veins in the distal part of the wing, caused by an alignment of the postnodal rows of crossveins between the costal margin and the hind margin; intercalary veins (except IR1 and IR2) secondarily absent.

It shares as synapomorphy with Coenagrionodea BECHLY, 1996 the complete suppression of a terminal kink of CP at nodus and a nodal membrane sclerotisation.

It shares as synapomorphy with Coenagrionidae KIRBY, 1890 that the distal discoidal vein MAb is very oblique, so that the anterior side of the discoidal cell is much shorter than the posterior side.

It lacks the autapomorphies of the coenagrionid subfamilies Argiinae TILLYARD, 1917, Agriocnemidinae FRASER, 1957, Leptobasinae DAVIES & TOBIN, 1984 listed by Bechly (1996, 2000). For the coenagrionid subfamilies Coenagrioninae KIRBY, 1890 and Pseudagrioninae TILLYARD, 1917 no autapomorphies are known yet, and the only known putative autapomorphy of Ischnurinae FRASER, 1957 (viz the presence of a prominent ventral vulvar spine on the apical margin of the 8th abdominal segment in adult females) is variable in extant *Ischnura* species and not visible in the fossil holotype anyway since the apex of the abdomen is missing. The very narrow area between the bases of IR2 and RP3/4 in the hindwing, is a distinctive feature that occurs in several species of Ischnurinae (e.g. *Ischnura capreola*), but is rather variable as well. Nevertheless, this fossil specimen can be attributed to the extant genus *Ischnura* because of the following diagnostic characters: Very small size; wings strongly petiolated with the anal vein separating from the hind margin well before the CuP-crossing; legs relatively short; tibial spurs few and short. All visible characters of this fossil completely agree with the diagnosis of *Ischnura*. Even though this evidence appears to be somewhat weak, the attribution based on the general habitus is rather well-founded. WESTFALL & MAY (1996: 438) wrote about extant *Ischnura* that this genus is "usually easy to recognise but rather hard to characterize precisely".

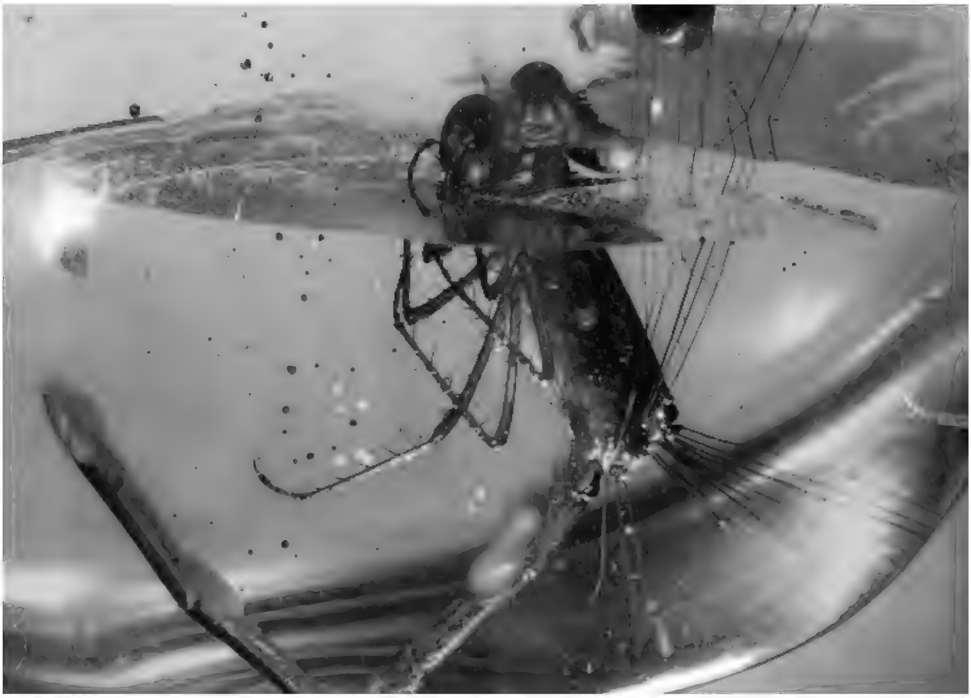


Fig. 6. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687. Without scale (compare Fig. 1).

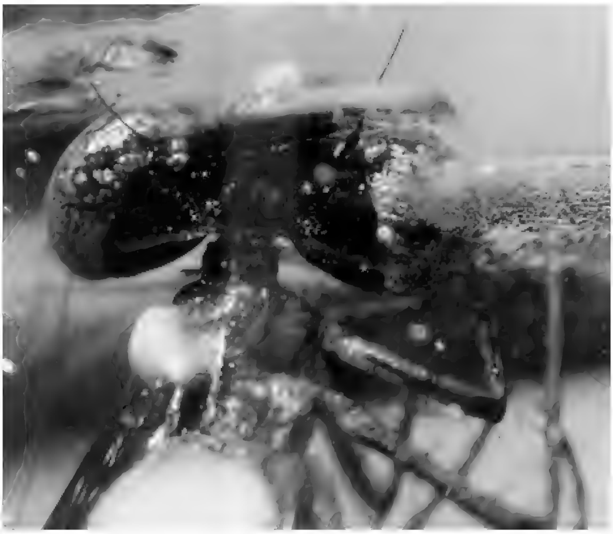


Fig. 7. *Ischnura velteni* n. sp., female holotype SMNS no. Do-5687, head and pronotum. Without scale (compare Fig. 5).

Discussion. – The genus *Ischnura* is probably the most truly cosmopolitan genus of Zygoptera, occurring almost wherever Odonata are found (WESTFALL & MAY, 1996). Some of the species of this genus rank among the smallest extant odonates. The discovery of this new fossil species demonstrates that this genus already existed in the Oligocene/Miocene at least.

4. Acknowledgements

I am most grateful to Mr J. VELTEN (Idstein) for the donation of the holotype specimen to SMNS, and to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

5. References

BARONI URBANI, C. & SAUNDERS, J. B. (1983): The fauna of the Dominican Republic amber: The present status of knowledge. – 9a Conferencia geologica del Caribe; Memorias, **1** (1980): 213–223; Santo Domingo.

BECHLY, G. (1993): Fossil odonates in dominican and baltic amber. – Argia, **5**/1: 13–15; Binghamton.

– (1996): Fossil odonates in Tertiary amber. – Petalura, **2**; Böblingen. – [Electronical journal on the Internet at URL: http://members.tripod.de/GBechly/pet2p02.htm] – [1996a]

– (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und der Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen. – [1996b]

– (1998): New fossil damselflies from Baltic amber, with description of a new species, a redescription of *Litheuphaea carpenteri* Fraser, and a discussion on the phylogeny of Epallagidae (Zygoptera: Caloptera). – Int. J. Odonatol. (Pantala), **1**/1: 33–63; Ghent.

– (2000): Phylogenetic Systematics of Odonata. – Website on the Internet (URL: http://www.bechly.de/phylosys.htm).

CARIDAD, J. (ed.) (1998): Amber World – The secrets of Dominican amber. 119 pp.; Santo Domingo (Amber World Museum).

DONNELLY, T. W. (1993): [Untitled note]. – Argia, **4**/4: 13; Binghamton.

FET, V. & BECHLY, G. (2000): Case 3120 – Ischnurainae Fraser, 1957 (Insecta, Odonata): proposed conservation as the correct spelling of Ischnurinae to remove homonymy with Ischnuridae Simon, 1879 (Arachnida, Scorpiones). – Bull. Zool. Nomencl., **57**/1: 26–28; London.

GRIMALDI, D. A. (1996): Amber – window to the past. 216 pp.; New York (Amer. Mus. nat. Hist.).

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – Urbana (Univ. Illinois Press).

– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp.; Frankfurt a. M. (Kramer).

NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les „Anisozygoptera“ fossiles – Phylogénie et classification (Odonata). – Martinia, Numéro hors-série, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.

ORR, R. (1993): The $ 10,000 Dragonfly. – Argia, **4**/4: 12–13; Binghamton.

POINAR, G. O. (1992): Life in Amber. xiii + 350 pp.; Stanford (Stanford Univ. Press).

– (1996): A fossil stalk-winged damselfly, *Diceratobasis worki* spec. nov., from Dominican amber, with possible ovipositional behavior in tank bromeliads (Zygoptera: Coenagrionidae). – Odonatologica, **25**/4: 381–385; Bilthoven.

– (1999): The Amber Forest. xviii + 239 pp.; Princeton (Princeton Univ. Press).

RIEK, E. F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

SCHLEE, D. (1990): Das Bernsteinkabinett. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **28**: 1–100; Stuttgart.

Schlee, D. & Glöckner, W. (1978): Bernstein – Bernsteine und Bernsteinfossilien. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **8**: 1–72; Stuttgart.

Spahr, U., 1992. Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Klasse Insecta. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **182**: 1–102; Stuttgart.

Wägele, J.-W. (2000): Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. 315 pp.; München (Pfeil).

Author's address:

Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly@gmx.de.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen